

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра прикладной экологии

Швецова Татьяна Валерьевна

«О сопряженности в распределении организмов макробентоса в сообществах осушной
зоны (Белое море, Кандалакшский залив)»

Выпускная квалификационная работа магистра

по направлению подготовки Экология и природопользование

основная образовательная программа магистратуры Биоразнообразие и
охрана природы

Научный руководитель:

профессор кафедры ихтиологии

и гидробиологии, д.б.н.,

Максимович Николай Владимирович

Санкт-Петербург

2018

Содержание

Введение	4
Глава I. Обзор литературы.....	5
I.1. Белое море: физико-географическая характеристика.....	5
I.2. Литораль Кандалакшского залива	7
I.3. Характеристики литорального макробентоса.....	10
I.4. Характерные сообщества литоральной зоны Белого моря.....	13
I.5. Фонообразующие виды на илисто-песчаных пляжах литорали Кандалакшского залива	16
Глава II. Материалы и методы	19
II.1. Районы исследования.....	19
II.2. Сбор и первичная обработка данных	22
II. 3. Анализ полученных данных.....	24
Глава III. Результаты	27
III.1. Регулярный пробоотбор	27
III.1.1. Сборы 2013 г. 8x8	28
III.1.1.1. Видовое разнообразие, размах колебаний численности и биомассы	28
III.1.1.2. Характер размещения организмов на полигоне.	31
III.1.1.3. Классификация описаний проб по обилию таксонов и таксонов по представленности в пробах.....	31
III.1.1.4. Корреляционный анализ	36
III.1.2. Сборы 2017 г	38
III.1.2.1. Бухта Ключиха	39
III.1.2.1.1. Видовое разнообразие, размах колебаний численности и биомассы	39
III.1.2.1.2. Характер распределения особей.....	41
III.1.2.1.3. Классификация описаний проб по таксонам и таксонов по пробам	42
III.1.2.1.4. Корреляционный анализ	45
III.1.2.2. Пролив Сухая Салма.....	45
III.1.2.2.1. Видовое разнообразие, размах колебаний численности и биомассы	45
III.1.2.2.2. Характер распределения особей.....	48
III.1.2.2.3. Классификация описаний проб по таксонам и таксонов по пробам	48
III.1.2.2.4. Корреляционный анализ данных.....	51
III.2. <i>Mya arenaria</i> как вид эдификатор в организации сообществ глинисто-песчаной литорали.....	52
III.2.1. Съёмка 2013 г.	54
III.2.1.1. Бухта Сельдяная	55

III.2.1.2 Бухта Яковлева.....	57
III.2.1.3 Бухта Лебяжья.....	58
III.2.2 Съёмка 2014 г.	59
III.2.2.1 Бухта Сельдяная.....	59
III.2.2.2 Бухта Яковлева.....	60
III.2.2.3 Бухта Лебяжья.....	62
III.2.3. Сопряженность в распределении таксонов макробентоса в присутствии <i>Muarenaria</i>	63
III.2.3.1. Корреляционный анализ для данных 2013 г.	63
III.2.3.2. Корреляционный анализ для данных 2014 г.	64
III.3. Эффекты сопряженности организмов макробентоса илисто-песчаной литорали губы Чупа.....	65
Глава IV. Обсуждение.....	67
Выводы	69
Литература	70
Приложения	75

Введение

Кандалакшский залив Белого моря давно привлекает различных исследователей. В разные годы сотрудниками и студентами кафедры гидробиологии и ихтиологии проводились различные исследования, связанные с динамикой, структурой сообществ литоральных пляжей. Отмечались различные структурные резкие перестройки сообществ (Герасимова, Максимович, 2000; Максимович, Герасимова, 2004; 2007; Филиппова, 2011), причины которых часто связывают с абиотическими факторами (Луканин и др., 1985; Галкин, 1986; Ошурков, 2000). Исследователи обращали внимание на структуру поселений отдельных видов, например, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* (Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Maximovich, Guerassimova, 2003), хищничество (Strasser et al., 1999; Flash, 2003; Шербакова, 2006; Смолькова 2012), эпизоотии (Максимович и др., 2002; 2005). Тем не менее по-прежнему дискуссионным остается вопрос об организации литоральных сообществ.

Гетерогенность в распределении организмов макробентоса часто описывают понятием сообщество, при этом часто приравнивая этот термин к понятию биоценоз, предложенному К.А.Мебиусом при изучении устричных банок. В его понимании биоценоз – объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним уровням среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах (Степановских, 2001). Существовал и иной взгляд на структуру сообщества среди исследователей. Согласно ординационной концепции виды распределены независимо друг от друга в зависимости от абиотических предпочтений.

В связи с этим важное значение приобретает изучение возможных биотических эффектов взаимодействия в литоральных сообществах.

Идея работы – выявить биотические эффекты организованности сообществ инфауны мягких грунтов осушной зоны Белого моря.

Цель работы – исследование организации типичных сообществ макробентоса мягких грунтов осушной зоны Белого моря.

В задачи работы входит изучение следующих сторон развития сообществ:

- согласованности в распределении организмов макробентоса на литорали, как основы для описания эффектов неслучайности в их распределении;
- влияние доминирующего таксона на распределение сопутствующих форм.

Научный задел: 2-х-летние наблюдения за 5 контрольными сообществами литорального макробентоса в акватории Керетского архипелага Белого моря.

Глава I. Обзор литературы

I.1. Белое море: физико-географическая характеристика

Белое море расположено на севере европейской части России на широте полярного круга и соединяется с Баренцевым морем. Граница Белого моря – траверз от мыса Святой нос до мыса Канин.

Площадь моря составляет 90000 км², протяженность береговой линии – 5 000 км, максимальная глубина 343 м, средняя глубина 67 м, соленость 19-30 ‰ (зимой подо льдом 5 ‰, летом у поверхности около 24 ‰, средняя для центральной части 29 ‰).

Белое море можно разделить на несколько участков: Воронка (глубиной до 80 м) с Мезенским заливом, Горло (ширина 45-60 км, протяженность 150 км), центральный бассейн и заливы Двинский, Онежский и Кандалакшский (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

Вертикальная структура вод Белого моря формируется под влиянием нескольких факторов и обладает специфическими особенностями. Воды Белого моря представляют собой результат смешивания баренцевоморской и речных вод.

Приливы вносят особые черты в морфологию и динамику берегов Белого моря, играя в литодинамике значительную, а местами решающую роль. Поступательная приливная волна из Баренцева моря распространяется вдоль оси Воронки до вершины Мезенского залива. Проходя поперек входа в Горло, она вызывает волны, проходящие через Горло в Бассейн, где они отражаются от Летнего и Карельского берегов. Сложение отраженных от берегов и набегающих волн создает стоячую волну, которая создает приливы в Горле и Бассейне Белого моря. Они имеют правильный полусуточный характер. Благодаря конфигурации берегов и характеру рельефа дна, наибольшая величина прилива наблюдается в Мезенском заливе, у Канинского берега, Воронки и у о. Сосновец.

С приливами на Белом море связано широкое распространение песчаных, валунных, илистых осушек, скалистых и глинистых отсыхающих бенчей, эстуариев и других приливных форм рельефа.

Особенностью западного побережья Белого моря является сильная изрезанность береговой линии. Острова образуют отдельные группы (Кандалакшские, Кемские, Поморские шхеры). Общее количество островов точно не установлено. Встречаются крупные, но большинство – голые скалистые куполовидной формы («луды»).

Наиболее резко отличается от других районов Белого моря кутовая часть Кандалакшского залива. Его крутые, скалистые берега возвышаются на 50-70 м, а в 2-3 км

от моря абсолютные отметки превышают 100-150 м. Узкие длинные заливы (шириной 2-3 км) проникают вглубь суши до 30 км (как, например, губа Чупа). Защищенность от волнения и прочность слагающих побережье кристаллических пород сводят здесь к минимуму абразионно-аккумулятивную деятельность моря. Приливно-отливные течения интенсивно действуют лишь в узкостях проливов. Мелкозернистый материал в незначительных количествах поставляется в виде взвешенных наносов малыми реками, устья которых приурочены к вершинам заливов.

Вдоль побережья Кандалакшского залива широко распространены морские поздне- и послеледниковые отложения, представленные горизонтально-слоистыми иловатыми суглинками, тонко- и среднезернистыми песками, реже – грубозернистыми песками с галькой (Рябчук, Жамойда, 2013).

Характер осадка и положение участка относительно нуля-глубин определяет комплекс условий существования организмов на дне водоема, в том числе преобладающий вид (или группу) продуцентов (макро- и микрофитов), от развития которых зависят энергообеспеченность и самостоятельность экосистемы. Доминирующий продуцент может служить надежным критерием при выделении ассоциации донных организмов (Бурковский, 1992).

В области шельфа бенталь разделяется на три зоны. Участок суши выше уровня приливов, увлажняемый заплесками и брызгами воды, называется супралиторалью (*supra* – выше, *litus* – берег). Ниже супралитораля располагается литораль (осушная зона) – участок суши, периодически заливаемый водой во время приливов и освобождающийся от нее во время отливов. Ниже, до нижней границы распространения донных фотосинтезирующих растений, находится участок суши, называемый сублиторалью. Ниже, соответственно, располагаются материковый склон, океаническое ложе – абиссаль и ультраабиссаль (Константинов, 1986).

Литораль делится на этажи по границам сизигийных, квадратурных и средних уровней приливов и отливов. Участок дна, отсекаемый уровнями сизигийного и квадратурного приливов, называется верхним горизонтом, пространство между уровнями тех же отливов – нижним. Средний горизонт ограничивают уровни квадратурного прилива и отлива (Vaillant, 1891).

На основании анализа видового состава двустворчатых моллюсков, Белое море по вертикали можно разделить на две основные зоны: а) литораль и сублитораль, глубины от -2 до 2 м, где отрицательные глубины – уровни литораля, расположенные выше теоретического нуля глубин; б) зона ниже сублитораля, от 10 м до максимальных глубин. Между зонами – промежуточный пояс, где происходит смена видового состава моллюсков

и для которого не выделено собственных характерных видов. Вторая зона разделена еще на три подзоны: а) область между 10 и 80 м; б) область от 80 до 240 м; в) область от 240 до 343 м. В среднюю подзону входит обедненная фауна из верхней, а в нижнюю – из средней. Максимальная биомасса наблюдается на литорали и в верхней сублиторали до глубины около 2 м. Они создаются в основном мидией (*Mytilus edulis* — более 5000 г/м²) и фукоидами (*Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* — суммарно порядка 2500 г/м²) (Наумов, 2007).

Продолжительность осушения литоральной зоны имеет тесную связь с экологическими характеристиками сообщества (соотношение морских, пресноводных, наземных, почвенных организмов) и абиотическими (температура, соленость, влажность, окислительно-восстановительный потенциал, газовый состав и др.). Чем выше горизонт литорали, тем контрастнее условия существования (Бурковский, 1992).

Весьма существенно влияние ледового режима литорали: зимой происходит смерзание поверхностных слоев песка с поверхностью плавающих льдов, а весной при оттаивании происходит разрушение, перемешивание и переотложение кусков льда, что влияет на рельеф дна и толщину осадка. Также важно содержание и качество органического вещества: наибольшее его количество отмечено в зонах, соответствующих мелкозернистым пескам с примесью алевропелитов, наименьшее – крупнозернистым пескам и гравию.

На солевой режим литорали, довольно изменчивый, влияют приливно-отливные течения, речной сток, атмосферные осадки, таяние снега и льда. В целом соленость грунтового раствора выше солености придонной воды. Размах колебаний солености от 2 ‰ (ранней весной) до 30 ‰ (летом).

Температура не менее изменчивый фактор, чем соленость. Размах колебаний от – 50° зимой до 32° летом. Максимальные колебания наблюдаются на поверхности грунта и до глубины 5 см, минимальные – глубже 5 см.

I.2. Литораль Кандалакшского залива

Кандалакшский залив имеет узкую, вытянутую форму, по дну его проходит желоб. Его площадь равна 650 км², что составляет около 7% общей площади моря. Объем залива равен 710 км³ (13% общего объема моря) (Бабков, 1998). Средняя его глубина превышает 100 м. В залив впадает река Нива протяженностью 36 км. Сток ее невелик – средний расход воды 165 м³/с. Берега залива изрезаны губами, в нем множество островов различной величины (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

Водные массы имеют контрастную стратифицированность – у дна температура всегда отрицательная (от -0,1 до -1,3 °C); у поверхности летом – всегда положительная (около +9–12 °C, зимой до -1,7 °C). Соленость поверхностных слоев воды в разных местах акватории от 5 до 27–29 ‰. Опреснение незначительно, в куту залива не превышает 19 ‰, а в вершинах отдельных губ (Княжая, Колвица) за счет стока местных рек соленость составляет всего 2-4 ‰. В результате непрерывно происходящих приливно-отливных, а в летнее время и ветроволновых процессов отдельные потоки и струи холодных глубинных вод подходят к поверхности, особенно в отдельных местах (апвеллинг) (Бабков, Голиков, 1984).

Постоянное течение огибает берега Кандалакшского залива против часовой стрелки; вдоль Кандалакшского берега на северо-запад направлена ветвь питающего течения, а вдоль Карельского берега течение следует в юго-восточном направлении. Приливы в заливе по характеру полусуточные мелководные. Наибольшая разница между уровнями высокой и малой воды в сизигии составляет примерно 2,5 м. Величина прилива на границе с бассейном – 2 м. Приливно-отливные течения, вследствие сложного рельефа дна и изрезанной береговой линии, в близких точках имеют разную направленность на одной и той же фазе приливно-отливного цикла. Скорости приливно-отливных течений в сизигии достигают 50 см/сек.

На цвет и прозрачность воды влияют воды питающего течения, сток рек и глубина залива. Прозрачность вод у Кандалакшского берега выше, чем у Карельского, где наблюдается влияние стока рек. Взмучивающее действие ветрового волнения сказывается в верхней части залива, где глубины резко уменьшаются. Прозрачность составляет 3 м и менее в куту, в юго-восточной части до 7 м (Бабков, 1998).

Вещества, приносимые со стоками, прежде чем попасть в море, оказываются на литорали, где задерживаются или конвертируются населяющими ее организмами.

Население литорали зависит от условий обитания, которые проявляются в особенностях грунта: песчаный, илистый или каменистый (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

Те или иные таксоны составляют различные литоральные сообщества. Организация литоральных сообществ и связанные с ней биотические эффекты – существенный вопрос, поэтому литоральным сообществам будет отведено далее особое внимание.

В свободном толковании этот термин часто понимают в качестве группы совместно обитающих видов и используют для обозначения ассоциаций организмов (макробентос, микробентос, сообщество фитопланктона и т.д.), хотя они не являются полноценными сообществами, а только отдельными компонентами. В более строгом значении данный

термин рассматривают как некое целое, включающее функциональные группы организмов, которые обеспечивают его относительно самостоятельное развитие. Сообщества суши и морей являются открытыми системами и постепенно переходят одна в другую, поэтому иногда сложно провести четкие границы между отдельными системами.

Для выделения сообществ используют несколько методов: а) определение доминирующего вида; б) определение структурных характеристик (видовое разнообразие, относительная степень насыщения видами); в) определение функциональных характеристик (продукция, источник энергии) (Бурковский, 1992).

В организацию сообщества включаются число видов, распределение обилия видов, функциональные группы и трофические уровни, взаимосвязи и взаимодействия организмов, тип распределения экологических ресурсов, круговорот питательных веществ, поток энергии, сукцессия и др.

На степень целостности, интегрированности, сообщества имеются разные взгляды. Одни полностью отрицают возможность единства, другие уподобляют сообщество организму.

Критерием для определения уровня организации служит наличие устойчивых отношений между составляющими сообщество элементами. Об их существовании можно судить по присутствию постоянных комплексов видов, вокруг которых, как правило в различных сочетаниях, группируются другие виды и даже отдельные комплексы. Однако не всегда легко установить, будут ли соответствующие комплексы функционально связанными группировками видов или они представляют собой простой набор видов, имеющих сходные требования к факторам среды (Бурковский, 1992).

Можно выделить две концепции организации сообществ: а) суперорганизменная – сообщество как закономерный подбор видов, проявляющих функциональную активность, направленную на поддержание всей экосистемы; б) индивидуалистическая – виды группируются в сообщество благодаря сходным требованиям к факторам среды, структура сообщества определяется конкуренцией.

Понимание сообщества как некоей системы соподчиненных элементов часто не оправдывает себя на различных примерах, поэтому в большей мере уместным оказывается понимание его как упорядоченности структуры с большим количеством в разной мере взаимодействующих элементов, допускается при этом наличие соподчиненности между некоторыми элементами. Организующим началом выступает функция экосистемы – наиболее полное использование имеющихся ресурсов для поддержания существующей структуры (Бурковский, 1992).

I.3. Характеристики литорального макробентоса

Бентосная макрофауна делится на обитающую на грунте (эпифауна), над грунтом (онфауна) и обитающую в грунте (инфауна) (Зенкевич, 1951; 1963).

Эпифауна (фауна твердых субстратов) заселяет в первую очередь нижний и средний горизонты литорали, а на прибойных участках поднимается и в верхний горизонт. Наибольшие показатели ее плотности поселений и биомассы отмечены на более защищенных участках литорали — каменистой, валунно-песчаной. Ледовый покров, прибой способны препятствовать оседанию личинок, рассеивать планктон и вымывать детрит, что ограничивает развитие эпифауны там, где она могла бы преобладать.

Онфауна — подвижная, способная в большей или меньшей степени избегать неблагоприятных условий группа видов, личиночная стадия которой не является необходимостью (правило, имеющее исключения). Онфауна расселяется по всем горизонтам литорали. Молодь на ранних стадиях роста может образовывать самостоятельные поселения, например, литторины на нитчатках, но затем перемещается в биотопы, свойственные взрослым. Животные либо ведут убежищный образ жизни, либо защищены раковиной (Наумов, Федяков, 1995).

Инфауна — обитатели толщи грунта, глубина их распространения—до 40 см в зависимости от характера грунта. Виды инфауны заселяют всю литораль, избегая верхнего горизонта. Верхняя граница их расселения редко идет сплошным фронтом, чаще это языки, так как граница следует за увлажненными участками.

Согласно Р.Г.Лейбсону, преобладание той или иной группировки зависит от механического состава грунта: эпифауна предпочитает жесткие грунты с постоянным притоком свежей воды, из которой отфильтровывает пищу, а инфауна — мелкие фракции с детритом (Лейбсон, 1939).

Среди растений на литорали много нитчатых водорослей. В нижней части, вблизи уреза воды, можно найти бурые водоросли, в основном 3 вида фукусов и аскофиллум. Выше всех располагается *Fucus vesiculosus*. При помощи мелких, полых внутри, вздутый он может сохранять вертикальное положение в воде. Ниже располагаются *Fucus distichus* и *Fucus serratus*, а также *Ascophyllum nodosum* с длинными плетевидными талломами (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010). В нижнем горизонте, а также в верхней сублиторали можно встретить взморник морской *Zostera marina*.

Водоросли и травы представляют собой место обитания, укрытия, а также питательную среду для многих видов беспозвоночных. На водорослях и под ними можно найти мидий *Mytilus edulis*, морских улиток литторин (*Littorina littorea*, *Littorina obtusata*,

Littorina saxatilis), а также гидроидов, мшанок, полихет. В местах скопления мидий присутствуют и хищники, морские звезды *Asterias rubens*. На камнях располагаются домики балянусов *Semibalanus balanoides* (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

Как уже было отмечено выше, на литоральные организмы оказывают значительное влияние такие факторы, как температура и соленость, которые имеют разные значения в прилив и отлив и размах колебаний которых иногда бывает значителен. Справляться с этим помогают укрытия, перемещения вслед за приливами-отливами. Мощным фактором также оказывается сильный прибой, который может сносить организмы с места.

У обитателей скального или каменистого грунта имеются следующие приспособления для переживания отливов: раковины и домики. Это характерно для улиток, морских желудей, двустворчатых моллюсков. Для того, чтобы переносить резкое снижение кислорода в своих укрытиях, животные используют различные биохимические механизмы. Для того, чтобы справиться с прибоем, они демонстрируют следующие особенности: прирастание домика к скалам (морские желуды), присасывание к поверхности камней (морское блюдечко), прикрепление тонкими шелковистыми нитями (моллюски), мягкость и эластичность (водоросли).

Прибой приносит с собой и пользу обитателям литорали: а) дополнительное насыщение кислородом при активном перемешивании воды с воздухом; б) элементы питания из моря (планктон) и при взмучивании грунта (перегнивающие остатки) (Наумов, Федяков, 1993).

На участках с илистым или песчаным дном большинство животных обитает в толще грунта или закапывается в него на время отлива. Это касается многощетинковых червей (*Polychaeta*), двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*), креветок, рыб. Благодаря удерживающей способности капиллярных сил вода задерживается между частицами, что позволяет этим организмам переживать неблагоприятный период. Другие животные, например, рыбы и придонные рачки, отступают вместе с водой.

На илистой литорали важную роль играет вид многощетинковых червей *Arenicola marina*. Детрит, мелкие улитки, обрывки гниющих водорослей служат ему пищей, которую он перерабатывает в своем кишечнике, а затем выбрасывает наружу, из-за чего на литорали образуются холмики. Другой интересный организм двустворчатый моллюск *Macoma balthica*, который также питается детритом, но отфильтровывает его с поверхности грунта при помощи сифона. Еще один литоральный фильтратор среди двустворчатых моллюсков – *Mya arenaria*. Закапывается в грунт, крупные частицы вместе с водой выбрасывает через сифон наружу, отчего на литорали образуются фонтанчики (Наумов, Федяков, 1993).

Детритом, а также одноклеточными водорослями питается брюхоногий моллюск – *Hydrobia*. Улитка соскабливает необходимые элементы с поверхности грунта. Перемещаться им помогает прикрепление к поверхностной пленке воды.

В ил зарывается креветка *Crangon crangon*. Питается бокоплавами, мальками рыбы, небольшими червями, которые подстерегает в иле.

Питательным элементом для многих организмов является рачок бокоплав *Gammarus*, который в свою очередь перерабатывает детрит.

На литорали отмечено большое количество червей. Одни, как пескожил, зарываются в грунт и глотают его, другие добывают пищу из тока воды, как например *Spionidae*, третьи охотятся на мелких животных, как *Nephtys* и *Nereis*.

Arenicola marina создает благоприятные условия для одних и неблагоприятные для других организмов, например, разрушает домики других многощетинковых червей. Двустворчатые моллюски *Mya arenaria* и *Macoma balthica* предпочитают селиться выше червя, поскольку молодь может стать его пищевым объектом, а кроме того он нарушает поверхность грунта, в результате чего частицы попадают в норку к моллюскам (Наумов, Федяков, 1993).

В верхней части литорали обычны солоноватоводные высшие растения – солерос *Salicornia europaea*, астра солончаковая *Aster tripolium*, морской подорожник *Plantago maritima* и другие.

Фукусовый пояс – продуцент органических веществ. По мере старения нижние части таллома водорослей начинают гнить, поэтому со временем их отрывает. Из-за наличия газовых пузырей они не тонут, так что в конечном итоге их выбрасывает на берег. В этом вале выбросов встречаются морские, а также сухопутные беспозвоночные – личинки насекомых пухов, клещей. Во время отлива частицы фукусов и растворенные в воде органические вещества относит водой, так что они становятся добычей и для других организмов (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

Временные посетители литорали – насекомые, пауки, птицы, млекопитающие, рыба – постоянных мест на литорали не имеют.

Функция литоральных организмов – таможенная. Как уже было указано выше, в море впадают реки, которые способствуют распреснению приустьевой части. Воды, текущие через литораль в море, приносят с собой органику, которая задерживается и отфильтровывается литоральными организмами. В местах скопления органики можно обнаружить большое количество микроорганизмов (клетки сине-зеленых водорослей, бактерии), которых на литорали по некоторым данным насчитывается до 9,4 млн. Мертвое органическое вещество с ассоциированной микрофлорой становится пищей для других,

более крупных организмов. Соскабливанием организмов заняты, например, улитки литторины. Переработанное организмами возвращается наружу через обменный цикл, чтобы после переработки снова стать их добычей. Трудноразлагаемый остаток – гуминовые вещества – трансформируется в геологическом круговороте организмов (Цетлин, Жадан, Марфенин, 2010).

I.4. Характерные сообщества литоральной зоны Белого моря

В анализе пространственного размещения учитывается разномасштабность. Организмы распределяются определенным образом в пределах биотопа (макрораспределение) и индивидуального участка (микрораспределение). Макрораспределение часто связывают с абиотическими факторами (соленость, гранулометрический состав, содержание органического материала и др.) (Бурковский, 1992).

В распределении организмов литорали можно выделить две разнонаправленные тенденции: а) континуальность, которая предполагает определяющее значение факторов среды в распределении; б) дискретность, которая выражается в значительном влиянии локальных условий среды. Известно, что факторы среды зачастую меняются постепенно, формируя пределы толерантности для различных групп популяций и видов. Соответственно, чем медленнее меняется фактор и чем меньше размах колебаний значений, тем большую площадь может охватить тот или иной вид. На литорали наблюдается различная степень подтопляемости, с большим количеством воды в прилив и меньшей степенью пересыхания в отлив в нижних горизонтах. Чем выше тот или иной участок литорали, тем меньше воды на него приходится, тем суше данная зона, что и обуславливает постепенный переход к наземным сообществам. Размах колебаний температуры и солёности, как было указано выше, бывает значителен. В отлив литораль прогревается, особенно в летнее время, в прилив температура понижается. Стоки рек способствуют распреснению, которое компенсируется в той или иной степени приливными морскими водами. Мозаично распределение грунтов, с тем или иным количеством накопленной органики. Все это в сумме оказывает влияние на распределение на макро- и микроуровнях.

На плотном песчано-илистом грунте литорали и на большей части супралиторали самое верхнее положение занимает сообщество *Puccinellia sp.*. Оно более типично для супралиторальной зоны, так как большинство видов, входящих в это сообщество, –

галофитные формы, спускающиеся с суши, такие как *Aster tripolium*, *Carex subspathacea* и др. (Бурковский, 1992).

На скалистых, валунных и каменистых грунтах в прибойных и умеренно-прибойных участках в супралитораль поднимается сообщество *Balanus balanoides* + *Littorina saxatilis*. Пределы его распределения значительно варьируют, но из-за способности *B. balanoides* обрастать плавающие предметы, а *L. Saxatilis* – заползать на них, вероятно, весьма широки и могут достигать 550 – 750 км вдоль берегов Белого моря.

На границе супралитораля и верхнего горизонта литораля в открытых участках эпизодически встречаются пятна *Pelvetia canaliculata* + *Fucus vesiculosus*, большую же часть нижних горизонтов литоральной зоны занимает сообщество *F. vesiculosus* + *Mytilus edulis*. Оно наиболее характерно для жестких грунтов. На скалистых, каменистых грунтах сообщество представлено в двух модификациях: в нижнем этаже верхнего горизонта, в среднем и верхнем этаже нижнего горизонта представлено *F. vesiculosus* + *M. edulis*, а на большей части нижнего горизонта роль мидий замещают *Ascophillum nodosum* (Бабков, Голиков, 1984).

На протяжении береговой линии литораль, образованная твердыми грунтами переходит в литораль, представленную мягкими фракциями донных осадков, и сообщество *F. vesiculosus* + *M. edulis* в ряде случаев замещается сообществом *M. Balthica*. Пределы горизонтального распространения его не превышают вдоль берега 300 км (Голиков, Бабков, 1984). В инфауне сообщества преобладают многощетинковые черви *A. marina* и двустворчатые моллюски *M. arenaria*, которые могут образовывать отдельные сообщества в нижних отделах осушной зоны, по-видимому, в существенной мере из-за локальных изменений условий осадконакопления и увеличения доли в грунте песчаных фракций (Стрельцов, 1976). В бухтах и защищенных участках на мягких грунтах значительное развитие может получить сообщество *Z. marina*, которое следует сразу за нулем глубин и спускается до верхней сублитораля (Бергер и др., 2001).

Число обнаруженных таксонов макробентоса на литораля варьируется от 13 до 35 (Бергер и др., 2001).

Наибольшее число видов отмечено в нижних горизонтах литораля, что неудивительно в свете вышеизложенных особенностей и факторов. В зоне супралитораля отмечено не более 9-15 видов, в верхнем горизонте 16 видов, в среднем – 30, в нижнем – 35 (Бабков, Голиков, 1984). В губе Чула в сообществе *F. vesiculosus* + *M. edulis* обнаружено 35 видов (Голиков и др., 1985).

Установлено, что суммарная биомасса литоральных сообществ в основном превышает 3 кг/м², иногда достигая почти 30 кг/м² (Бергер и др., 2001). В целом этот

показатель быстро снижается от жестких субстратов к мягким и больше на скалистых, валунных грунтах. Например, в губе Чупа общая биомасса макробентоса в сообществе *F. vesiculosus* составила около 5 кг/м² на каменистых и смешанных грунтах (Голиков и др., 1985) и около 1,3 кг/м² в сообществе *F. vesiculosus* + *M. edulis* на заиленном песке с камнями. На мягких грунтах показатели обилия макробентоса в целом ниже, в частности в сообществе *Z. marina* (губа Грязная) средняя биомасса меньше 1 кг/м² (Бурковский, 1992). Одной из причин увеличения биомассы сообществ на жестких грунтах является достаточно пышное развитие макрофитов, создающих большую биомассу на каменистой литорали (Голиков, Бабков, 1984; Наумов Федяков, 1993).

На участке в б. Ключиха было отмечено формирование сообщества *M. balthica* + *A. Marina*, на участке в б. Лебяжья – *M. edulis* + *M. Arenaria*, на участке в пр. Сухая Салма - *Z. marina* + нитчатые водоросли (Герасимова, Максимович, Филиппова, 2015). Тем не менее вопрос об устойчивости сообществ относится к числу дискуссионных. Было отмечено, например, внезапное исчезновение на некоторых участках моллюска *Mya arenaria* и появление его на других участках, что явным образом повлияло на структуру сообщества.

Видовая структура любого сообщества складывается из немногих доминирующих видов, на долю которых приходится преобладающая часть биомассы, и большего или меньшего количества второстепенных и случайных видов (Бурковский, 1992).

В литоральных сообществах мягких грунтов среди организмов макрозообентоса преобладают по биомассе в основном зарывающиеся формы, например, многощетинковые черви *A. marina*, способные занимать до 40 % от суммарной биомассы сообщества, и двустворчатые моллюски (*M. arenaria*, *M. balthica*), на долю которых может приходиться 30-90 % всей биомассы сообщества (губа Грязная) (Бурковский, 1992).

На каменистых грунтах в сообществах доминантами среди макрозообентоса оказываются *M. edulis* (их максимальные численность и биомасса могут достигать 40000 экз./м² и 30 кг/м² соответственно (Бергер и др., 2001), но в целом сообществе (включая и макрофиты) чаще всего мидии занимают второстепенное положение. Ведущая роль в таких биоценозах в большинстве районов Белого моря принадлежит бурым водорослям, в частности *F. vesiculosus*, максимальная биомасса которых может достигать 40 кг/м² (Бергер и др., 2001).

Практически повсеместно в большем или меньшем количестве в литоральных сообществах разных районов Белого моря обнаружены представители онфауны- брюхоногие моллюски *L. saxatilis* и *L. obtusata*, образующие наибольшие показатели обилия в биоценозах каменистых и смешанных участков литорали, биомасса моллюсков может достигать 500 г/м² (Бергер и др., 2001). На илисто-песчаных пляжах более обычен

другой вид брюхоногих моллюсков – *Hydrobia ulvae*. Их максимальные численность и биомасса может составлять 50000 экз./м² и 120 г/м² соответственно (Бергер и др., 2001).

Значительную роль в сообществах макробентоса на каменистых и смешанных грунтах практически повсеместно (за исключением Двинского залива) играют представители эпибентоса *Semibalanus balanoides*, иногда покрывая прибрежные скалы сплошным ковром (максимальные численность и биомасса иногда достигают 20000 экз./м² и 4 кг/м² соответственно (Бергер и др., 2001).

Что касается биомассы биогеографических группировок беломорского бентоса, то начиная с литорали и до глубины 2 м по биомассе преобладают бореальные формы (в среднем около 95%), а на глубинах от 25 до 150 м – бореально-арктические (в среднем около 45%). Начиная приблизительно с 200 м доминирующей биогеографической группировкой становятся арктические виды, доля биомассы которых на этих глубинах превышает 50%. На глубинах от 2 до 25 и от 150 до 200 м наблюдается смена биогеографического состава донного населения (Наумов, 2007).

I.5. Фонообразующие виды на илисто-песчаных пляжах литорали Кандалакшского залива

Идея данной работы состоит в выявлении биотических эффектов взаимодействия между таксонами в мягких грунтах осушной зоны, а потому важно было рассмотреть возможность возникновения таких эффектов в зависимости от присутствия на участках видов-эдификаторов. С учетом данного обстоятельства материал на участке в б. Ключиха в 2013 г. собирался в местах скопления зарослей массового вида *Zostera marina*, а на участках в б. Сельдяная, б. Яковлева, б. Лебяжья в 2013 и 2014 гг. материал был собран в местах обнаружения отверстий от сифонов моллюска *Mya arenaria*. Было бы логично далее рассмотреть подробно данные таксоны с экологической точки зрения.

Взморник морской *Zostera marina* занимает обширные площади илисто-песчаных пляжей на литорали и в верхнем отделе сублиторали. Известно, что у Карельского берега литоральные заросли zostеры дают биомассу от 1640 до 2033 г зеленых частей на 1 м². В верхнем отделе сублиторали плотность зарослей увеличивается и достигает 3880 г зеленых частей на 1 м². Зеленые части растения ежегодно отмирают (обычно осенью) и в течение весны и лета отрастают заново. Поэтому летнюю биомассу стеблей zostеры условно можно считать годовой продукцией этого растения (Кузнецов, 1960).

С зарослями взморника связано разнообразие бентосной фауны, которая находит здесь себе источник питания. Некоторыми авторами отмечалось, что в разреженных зарослях *Zostera marina* разнообразие (число таксонов) мало менялось на протяжении

времени, в то время как в плотных – возрастало (Boström et al., 2002). Кроме того, разрастание нитчатых водорослей в местах скопления взморника сопровождалось сокращением количества эпибентосной фауны (Isaksson, Pihl, 1992).

Двустворчатые моллюски по биомассе составляют около 40% в сублиторали, и приблизительно вдвое больше на литорали, достигая иногда 90% и даже более. Тем самым они играют важную роль в энергетическом балансе морской биоты. Их быстрый темп роста обеспечивает достаточно высокий уровень годовой продукции, что делает их весьма ценной кормовой базой для консументов второго порядка, занимающих относительно высокие места в пищевых цепях. (Naumov, 2001).

Mya arenaria является широко распространенным бентосным видом в северном полушарии и выступает в качестве важной кормовой базы для рыб, в том числе коммерчески ценных, и птиц. Молодь *Mya arenaria* выедается чайками (*Larus argentatus*, *Larus canus*), куликами (*Haematopus ostralegus*, *Arenaria interpres*), кормящимися на литорали во время прилива рыбами: треска (*Gadus morpha*), камбала (*Pleuronectus flesus*), маслюк (*Pholis gunellus*), бельдюга (*Zoarces viviparus*), а также морскими звездами (*Asterias rubens*) (Щербакова, 2006).

Моллюск является биофильтратором и помогает элиминировать из прибрежной части сестон. Эстуарии рек вблизи морей несут с собой питательные вещества, а это влияет на возрастание первичной продукции (развитие бактерио- и фитопланктона), что в свою очередь влияет на продукцию зоопланктона. Интенсивно развивающийся планктон (биосестон) в данной области выносится в прибрежную зону моря. Все это увеличивает кормовую базу для бентоса, в том числе для моллюсков-биофильтраторов (Obolewski, Piesik, 2005).

У мии отмечено роющее поведение, которое довольно уникально. Оно основано на выбрасывании воды. Выброс отдельных мощных струй может продолжаться несколько секунд и представляет собой эффективное средство удаления песка. Удаление песка с помощью гидравлики гораздо эффективнее в песчаном субстрате, по сравнению с заиленным (Chesa, Cadee, 1997).

Заглубление *Mya arenaria* осуществляется в течение всей жизни. Связь с поверхностью грунта моллюск поддерживает с помощью сифона – толстой кожистой трубки, образованной двумя сросшимися сифонами: вводным и выводным. В вытянутом состоянии сифон намного превышает длину раковины моллюска. В отлив места поселения моллюска отмечены дырочками в грунте – норками (Смолькова, 2012).

Mya arenaria является доминантом по биомассе во многих областях умеренной и субарктической зон. Однако, понижение солености и возрастание мутности влияют на

задержку роста у мий и могут привести к уменьшению выживаемости (Powers, et al., 2005).

Плотные поселения *Mya arenaria* отрицательно влияют на молодь *Macoma balthica* (Артемяева, 1997). *Mya arenaria*, как и *Macoma balthica*, демонстрируют отрицательную зависимость плотности от численности *Arenicola marina* (Колобов, 2002).

Mya arenaria часто умирает *in situ*, формируя так называемые «скопления смерти», которые являются средой обитания для других видов (Palacios, Armstrong, Orensanz, 2000).

Глава II. Материалы и методы

II.1. Районы исследования

Материал был собран в 2013, 2014 и 2017 г. на базе Морской биологической станции СПбГУ в устье губы Чупа Кандалакшского залива (МБС СПбГУ, Белое море). Сбор материала производился на 5 станциях - участках осушной зоны, расположенных в пр. Сухая Салма, б. Ключиха, б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья (рис.1).

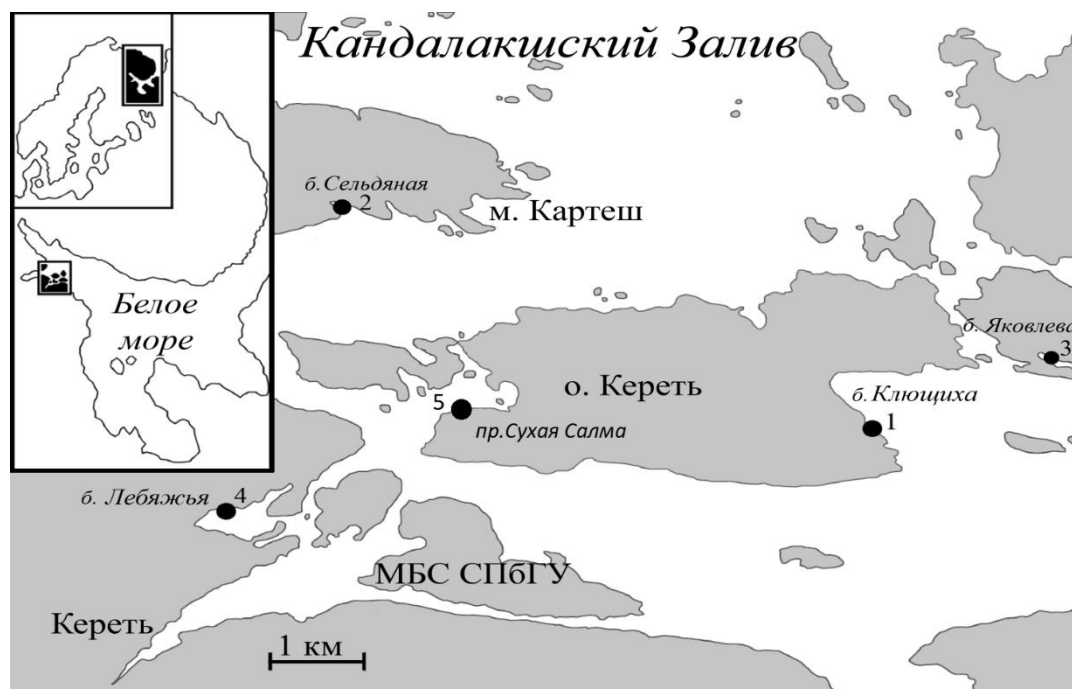


Рис 1. Карта-схема района исследования. Станции: 1 – б. Ключиха, 2 – б. Сельдяная, 3 – б. Яковлева, 4 – б. Лебяжья, 5 – пр. Сухая Салма (по Филиппова и др., 2015).

Описание участков составлено по данным А.В. Герасимовой с соавт. (Герасимова и др., 2015).

Участок в б. Ключиха (на рис. точка 1) расположен в открытой прибойной зоне на песчаном пляже длиной около 60 м, который занимает средний и нижний горизонты литорали и заходит в сублитораль на глубину 0,5 м. С обеих сторон он ограничен каменистыми грядами, которые смыкаются в зоне верхнего горизонта осушной зоны. Тип осадка – мелкий песок, на 90% состоящий из фракций 0,5-0,1 мм (см. рис. 2).



Рис.2. пляж в б. Ключиха

Участок в пр. Сухая Салма (на рис. точка 5) расположен в полузамкнутой акватории, на примерно 100-метровом отрезке глинисто-песчаного заиленного пляжа. Грунт на 95% состоит из фракций меньше 0,25 мм, 33% из них – алевриты (размер зерна менее 0,1 мм) (см. рис. 3).



Рис.3. пляж в пр. Сухая Салма

Участок в б. Лебяжья (на рис. точка 4) расположен в замкнутой акватории ковшового типа, отделенной от открытого моря системой узких проливов, на 80-метровом отрезке глинисто-песчаной литорали. Наибольшая глубина бухты – 10 м. Грунт на 53% состоит из фракций меньше 0,25 мм (30% из них меньше 0,1 мм) и на 20% из гравия (см. рис. 4).



Рис. 4. пляж в б. Лебяжья

Бухта Яковлева (на рис. точка 3) представляет собой языкообразное углубление в береговом рельефе о. Кишкин. Осушная зона узким (до 50 м) клином вдаётся в береговую черту на расстояние около 150 м. Грунт глинисто-песчаный заиленный, 69 - 89% составляют частицы размером 0,25 мм и менее. Относительно большой процент составляет фракция размерных частиц 1-0,5 мм – около 8%. Доля крупных фракций (5 мм и более) в грунте составляет 0,7% (см.рис.5).



Рис. 5. пляж в б. Яковлева

Бухта Сельдяная (на рис. точка 2) расположена на северном берегу устьевой части губы Чупа. Вместе с осушной зоной имеет протяженность около 300 м, ширина в средней части составляет около 60 м. Бухта относительно хорошо защищена от действия прибоа, её сублиторальная зона мелководна (до 1 м). Средняя и нижняя литораль сложены

илистыми грунтами. Основа гранулометрического состава – песок – 83-97%. Доля крупных фракций (5 мм и более) в грунте составляет 1% (см. рис. 6).



Рис.6. пляж в б. Сельдяная

II.2. Сбор и первичная обработка данных

Для сбора и первичной обработки материала было организовано две системы пробоотбора: регулярный и экспериментальный.

Сбор проб по регулярному пробоотбору был осуществлен в 2013 г. на участке в б. Ключиха и в 2017 г. на участках в б. Ключиха и пр. Сухая Салма для того, чтобы оценить распределение таксонов в макро- и микромасштабе.

В 2013 г. на участке в б. Ключиха (см. рис. 7) сбор проб осуществлялся при помощи зубчатого водолазного дночерпателя с площадью захвата 0,05 м² и рамки размером 0,1 м² на глубину грунта до 15 см. Экспериментальный полигон на участке представлял собой квадрат 8х8. Всего было собрано с участка 64 пробы. Размер выборочной площадки был определен габаритами массовых видов (*Macoma balthica*, *Arenicola marina* и *Zostera marina*) и особенностями их распределения в биотопе.

Предварительный анализ показал, что *Macoma balthica* и *Arenicola marina* имеют разную представленность в местообитании, но распределены относительно равномерно, а заросли и куртинки *Zostera marina* разрежены, демонстрируют пятнистое распространение и сосредоточены в нижнем горизонте литорали, поэтому экспериментальный квадрат пришлось расположить ниже уреза воды в отлив. Собирать пробы в песчаном грунте в таких условиях можно было только специальным пробоотборником, для чего и был использован зубчатый водолазный дночерпатель с площадью захвата 0,05 м².

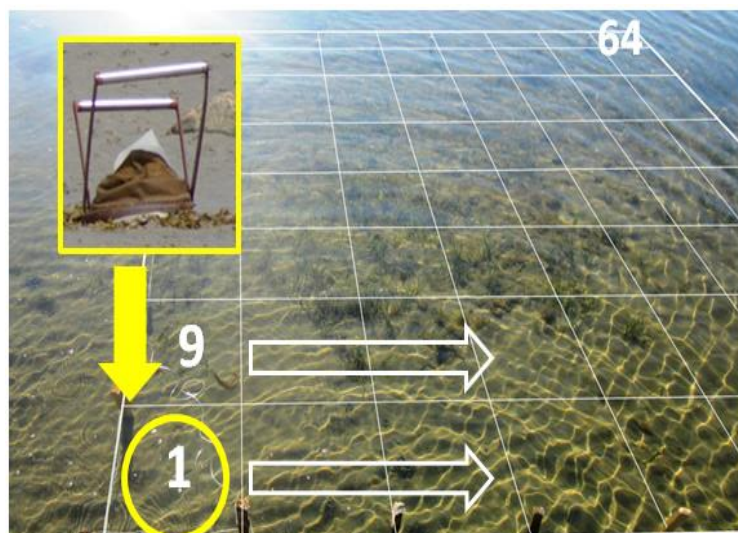


Рис.7 Регулярный пробоотбор на участке в б. Ключиха, 2013 г. (Киреева, 2013)

Для оценки распределения особей в микромасштабе в 2017 г. был организован пробоотбор иного типа. Пробы также собирались с экспериментального полигона, который представлял собой квадрат, но уже 6х6. Пробы собирались при помощи рамки 0,01 м². Всего было собрано 36 проб в среднем горизонте литорали на участках в б. Ключиха и пр. Сухая Салма (см.рис.8).

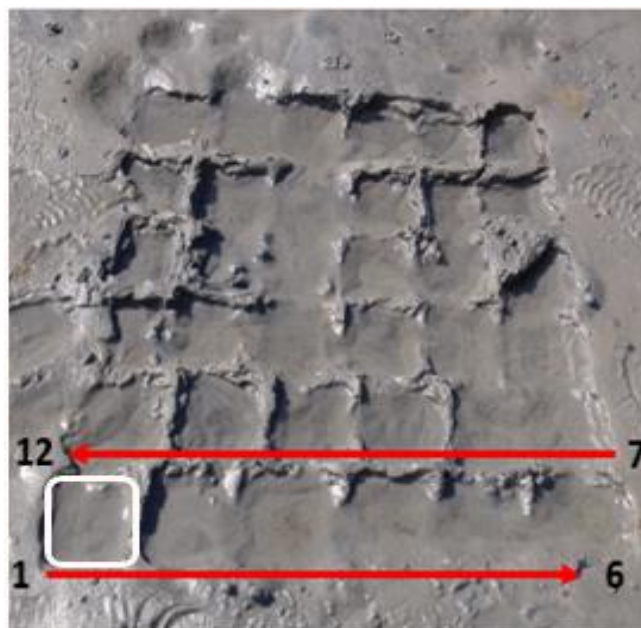


Рис.8 Регулярный пробоотбор на участках (б. Ключиха, 2017 г., пр. Сухая Салма, 2017 г.)

На участках в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья в 2013 г. был применен экспериментальный пробоотбор. На всех трех участках фонообразующим таксоном были моллюски *Mya arenaria*. На каждом из участков было отобрано по 10 проб – выборочные площадки площадью 0,1 м² (рис. 9). Место для отбора проб выбирали исходя из визуальной оценки количества отверстий в грунте таким образом, чтобы примерно треть

проб приходилась на плотные, скопления (агрегации) песчаных ракушек (более 25 экз.), треть на средние по плотности поселения скопления (10-24 экз.) и еще треть на практически свободные от песчаных ракушек участки грунта (менее 5 экз.). Для соблюдения этого правила предварительно в пределах каждой выборочной площадки подсчитывали число отверстий от сифонов моллюсков. Лопатой на глубину до 30-40 см изымали грунт по всей площади выборочной площадки для учета крупных особей песчаных ракушек.

Эксперимент был повторен в 2014 году для проверки результатов, полученных по данным 2013 г.

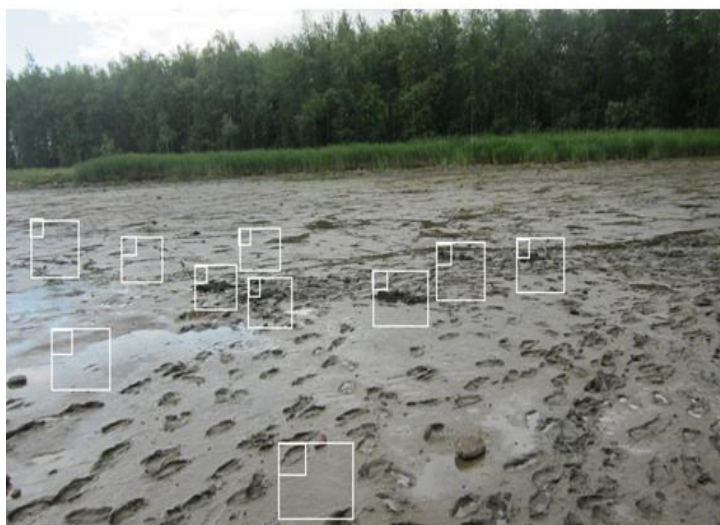


Рис.9. Экспериментальный пробоотбор (б. Сельдяная, б. Яковлева, б. Лебяжья, 2013 и 2014 гг.)

Пробы для учета организмов макробентоса промывали через сито с ячейей 1 мм на всех участках, кроме участков в б. Ключиха и пр. Сухая Салма в 2017 г. Пробы с двух последних участков в 2017 г. промывали через сито с ячейей 0,25 мм. В каждой пробе найденных организмов определяли, по возможности, до вида. Представителей групп *Nematoda*, *Chironomidae*, *Oligochaeta* до вида не определяли ввиду известной сложности их идентификации. Особей каждого таксона подсчитывали и взвешивали на электронных весах с точностью до 0,01 г.

II. 3. Анализ полученных данных

Для данных с участков в б. Ключиха и пр. Сухая Салма (2013, 2017 гг.) были применены методы оценки агрегации особей с помощью индекса структурности, кластерный анализ, а также корреляционный анализ. Данные с участков в б. Сельдяная, б.

Яковлева и б. Лебяжья (2013, 2014 гг.) были обработаны с помощью кластерного и корреляционного анализов.

Индекс структурности (Is) представляет собой отношение средней арифметической (M) к дисперсии (s^2) числа особей в пробах:

$$Is = s^2/M$$

Возможны три состояния размещения особей: агрегированное, регулярное, случайное. При случайном расположении особей значение индекса структурности примерно равно единице, при агрегированном – больше единицы, при регулярном – меньше единицы. Оценка достоверности агрегированности в размещении особей в пространстве проведена по статистике:

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1} \leq t_{st}, \text{ где } v - \text{степень свободы, } v = n - 1 \text{ (n - объем выборки);}$$

$$\chi^2 - \text{критерий Пирсона, } \chi^2 = \frac{s^2(n-1)}{\bar{X}} \leq \chi_{st}^2; t - \text{критерий Стюдента.}$$

Условие $|d| \leq 1.96$ соответствует сохранению нулевой гипотезы (уровень значимости $\alpha < 0,05$). При значениях $|d| > 1.96$ – следует принять, что размещение особей в местообитании имеет характер регулярного, а при $|d| > 1.96$ – агрегированного.

Для выявления эффектов сопряженности в распределении таксонов были использованы процедуры кластерного и корреляционного анализов.

Кластерный анализ. Проведена оценка степени сходства проб по составу таксонов (Q - анализ) и сходства таксонов по представленности таксонов в пробах (R - анализ). Для оценки меры сходства между описаниями использован индекс Брэя-Куртиса (Чекановского-Серенсена):

$$DCS = \frac{[2 \sum_{i=1}^n \min(X_{ij}; X_{ik})]}{[\sum_{i=1}^n X_{ij} + \sum_{i=1}^n X_{ik}]}, \text{ где: } n - \text{число пар значений в сравниваемых описаниях (j и}$$

k). В числителе стоит удвоенная сумма из минимальных величин в соответствующей паре.

Для анализа исходные данные стандартизовали по формуле:

$$X' = \frac{(X_i - X_{\min})}{(X_{\max} - X_{\min})}, \text{ где: } X - \text{исходное значение показателя; } X' - \text{его}$$

стандартизованное значение, $X_{\max} - X_{\min}$ - размах вариации (R).

Объединение элементов матрицы в кластеры осуществлялось с помощью метода Дж. Варда (Ward, 1963). Метод минимизирует сумму квадратов отклонений для любых двух (гипотетических) кластеров, которые могут быть сформированы на каждом шаге,

кластеры формируются таким образом, чтобы минимизировать внутригрупповой разброс. Подготовка исходного массива данных (стандартизация первичного массива) и расчет вторичных матричных индексов по расстоянию Брэя-Куртиса производились в пакете прикладных программ PRIMER 5 и Microsoft Excel. Кластеризация и построение дендрограмм были осуществлены в пакете прикладных программ STATISTICA 8.

Корреляционный анализ выполнен также по стандартизированным данным в пакете прикладных программ Prism-5. Для определения корреляционной зависимости между двумя показателями использован коэффициент парной корреляции Пирсона. Расчет доверительной зоны коэффициентов сделан с помощью Z-преобразования Фишера.

Графические построения выполнены в пакетах прикладных статистических программ Statistica 8 и Prism-5. Принятый уровень значимости в тестах $\alpha < 0,05$.

Глава III. Результаты

Идея работы состоит в выявлении биотических эффектов организованности сообществ инфауны мягких грунтов осушной зоны Белого моря. В соответствии с этой идеей была поставлена цель исследования организации типичных сообществ макробентоса мягких грунтов. Одной из задач является выявление согласованности в распределении организмов макробентоса на литорали. Для того, чтобы выявить возможные эффекты сопряженности, были организованы две системы пробоотбора, регулярный и экспериментальный.

В ходе регулярного пробоотбора пробы отбирались при помощи смежных рамок в квадратах с заданным размером в макро- и микромасштабе. Такая система позволяет оценить видовое разнообразие, размах в колебаниях числа таксонов, численности и биомассы, а также характер размещения особей на конкретной экспериментальной площадке участка.

Экспериментальный пробоотбор был ориентирован на массовый фоновый вид *Mya arenaria*. Данный вид является массовым на илисто-песчаной литорали, поэтому было вполне логично предположить его влияние на скопление вокруг него особей других видов. Для того чтобы проверить данное предположение, был собран материал с трех участков илисто-песчаной литорали в 2013 г. Эксперимент был проведен повторно в 2014 г. для того, чтобы оценить, насколько устойчив, а не случаен характер выявленных взаимоотношений.

III.1. Регулярный пробоотбор

В соответствии с первой системой, регулярным пробоотбором, материал собирался с экспериментальных полигонов на участках в б. Ключиха (2013, 2017 г.) и пр. Сухая Салма (2017 г.).

Экспериментальный полигон на участке в б. Ключиха в 2013 г. представлял собой квадратную площадку размером 8х8 рамок размером 0,1 м², откуда было собрано 64 пробы при помощи зубчатого водолазного дночерпателя, поскольку пробоотбор был произведен под водой. При этом было принято, что дночерпатель учитывал половину организмов макробентоса, и итоговые оценки по каждой пробе были получены удвоением ловов соответствующих дночерпателей.

Экспериментальный полигон на участках в б. Ключиха и пр. Сухая Салма в 2017 г. представлял собой квадратную площадку размером 6х6, откуда было собрано 36 проб при помощи рамки размером 0,01 м².

Экспериментальные полигоны были организованы подобным образом с целью выявления возможных взаимосвязей в макро- и микромасштабах. Следует отметить, что для участка в пр. Сухая Салма не был проведен эксперимент с регулярным пробоотбором в макромасштабе, поэтому анализ взаимоотношений между особями нельзя считать полным.

В первую очередь проанализируем видовые взаимоотношения и эффекты согласованности на участке в б. Ключиха в 2013 г.

III.1.1. Сборы 2013 г. 8x8

Как было указано выше, на участке в б. Ключиха в 2013 г. была организована экспериментальная площадка, которая представляла собой квадрат 8x8, откуда было собрано 64 пробы. Анализ собранного материала посвящены следующие главы.

III.1.1.1. Видовое разнообразие, размах колебаний численности и биомассы

Всего на станции в б. Ключиха в 2013 г. было обнаружено 19 таксонов (см. табл. 1). У 7 таксонов из 19 встречаемость в пробах составляет выше 50% (*Macoma balthica* 100%, *Scoloplos armiger* 92%, *Zostera marina* 83%, *Capitella capitata* 69%, *Chironomidae* var. 69%, *Phyllodoce mucosa* 64%, *Oligochaeta* var. 63%). Наибольшей средней биомассой на участке в б. Ключиха обладают *Zostera marina* (32,85 г/0,1 м²), *Macoma balthica* (5,34 г/0,1 м²), *Arenicola marina* (0,38 г/0,1 м²). Наибольшая средняя численность у таксонов *Macoma balthica* (41 экз./0,1 м²), *Scoloplos armiger* (14 экз./0,1 м²).

Табл. 1. Количественные характеристики таксонов на участке в б. Ключиха, 2013 г.

Таксоны	Встречаемость в пробах, %	\bar{B}	\bar{N}
<i>Macoma balthica</i>	100	5,34	41
<i>Zostera marina</i>	83	32,85	-
<i>Crangon crangon</i>	8	0,08	0
<i>Gammarus</i> sp.	45	0,01	3
<i>Pectinaria hyperborea</i>	8	0,03	0
<i>Alitta virens</i>	3	0,01	0
<i>Eteone flava</i>	45	0,05	1
<i>Arenicola marina</i>	40	0,38	1

<i>Phyllodoce mucosa</i>	64	0,03	4
<i>Scoloplos armiger</i>	92	0,14	14
<i>Capitella capitata</i>	69	0,01	3
<i>Pygospio elegans</i>	2	0,00	0
<i>Spio theeli</i>	14	0,00	0
<i>Chaetozone setosa</i>	5	0,00	0
<i>Ophelia limacina</i>	2	0,00	0
<i>Travisia forbesii</i>	2	0,02	0
<i>Oligochaeta var.</i>	63	0,00	4
<i>Chironomidae var.</i>	69	0,01	9
<i>Nemertini</i>	23	0,02	1

Примечания: \bar{B} – биомасса, г/0,1 м²; \bar{N} – плотность поселения, экз./0,1 м²

Рассмотрим теперь распределение общего числа таксонов, численности и биомассы по пробам на участке в б. Ключиха, 2013 г. (см. рис. 1А, Б, В). Данные рисунки позволят визуально оценить наличие возможной неоднородности в распределении.

А	4	2	4	3	8	4	6	2
	9	4	10	6	7	6	8	3
	6	9	10	10	8	5	8	5
	8	8	10	9	9	8	9	8
	9	8	7	8	7	10	9	9
	10	8	7	10	9	6	9	8
	8	4	6	7	7	9	10	10
	8	9	10	9	6	8	5	4
Б	38	56	38	42	44	36	88	54
	40	38	98	24	62	18	52	52
	88	162	146	132	94	46	84	42
	88	160	208	134	116	154	88	62
	114	106	86	104	92	68	140	70
	62	76	92	88	112	52	134	78
	72	58	28	48	50	70	148	86
	70	54	78	88	60	104	96	72
В	3,63	4,08	7,00	3,19	8,19	4,94	4,52	5,22
	13,55	40,23	34,95	13,59	12,22	10,11	14,65	3,97
	80,00	88,92	89,83	85,43	51,72	55,24	17,78	3,66
	79,98	77,54	114,16	117,10	88,04	31,35	45,14	52,64
	73,71	86,52	73,99	51,10	40,85	92,80	118,28	54,28
	21,16	42,26	45,85	46,33	35,85	24,68	51,86	70,38
	22,95	3,99	7,88	12,78	48,68	26,21	28,22	53,51
	18,22	6,01	22,45	14,08	15,43	7,28	7,48	7,92

Рис. 1. А – число таксонов в отдельных пробах; Б – суммарная численность таксонов в пробах (экз./0,1 м²); В – суммарная биомасса таксонов в пробах (г/0,1 м²). (б. Ключиха, 2013 г.)

На рисунке 1А видно, что число таксонов в пробах на станции в б. Ключиха колеблется в широких пределах, от 2 до 10 особей в пробе. Из 64 проб в 23 наблюдается довольно высокая численность (9-10 таксонов), в 21 пробе – высокая (7-8 таксонов), в 10 – средняя (5-6 таксонов), в 8 – низкая (3-4 таксона), в 2 – очень низкая (2 таксона). В целом в более чем половине проб численность таксонов выше 7. Кроме того, заметна некоторая тенденция к скученности таксонов в центре участка и снижение их численности в краевых частях участка.

Если говорить о суммарной численности организмов в пробах (см. рис. 1Б), то наблюдается лишь одна проба с численностью свыше 200 особей. В 9 пробах численность

составляет от 130 до 160 особей, в 20 – от 80 до 120 особей, в 21 – от 50 до 80. В остальных меньше 50. Разброс в численности гораздо выше, чем в биомассе и числе таксонов, с плавным снижением численности к краям участка.

Схема распределения суммарной биомассы таксонов (см. рис. 1В) сходна с таковой в отношении их численности. Большей биомассе соответствуют центральные части участка, постепенное снижение наблюдается в краевых частях. В 9 пробах из 64 биомасса колеблется от 80 до 120 г/м², в 20 – от 40 до 80 г/м², в 35 – меньше 40 г/м². Таким образом если в большинстве проб участка наблюдается и большое количество таксонов, то относительно биомассы все наоборот – большему количеству проб соответствует низкая биомасса.

Как общую тенденцию гетерогенности макробентоса на участке в б. Ключиха в 2013 г. можно отметить скопление таксонов в центральной части участка. Рассмотрим характер распределения таксонов на участке более подробно.

III.1.1.2. Характер размещения организмов на полигоне.

Данные о характере распределения особей в пределах участка в б. Ключиха представлены в таблице 2. У 10 таксонов из 19 был выявлен агрегированный характер размещения (*Macoma balthica*, *Gammarus sp.*, *Phyllodoce mucosa*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Spio theeli*, *Chaetozone setosa*, *Travisia forbesii*, *Oligochaeta varia*, *Chironomidae varia*). Если снова обратиться к таблице 1, то можно увидеть, что среди таксонов с агрегированным характером размещения есть обильный на участке вид *Macoma balthica* и многочисленный *Scoloplos armiger*. Входящего в число доминантов по биомассе *Arenicola marina* среди таксонов с агрегированным характером размещения не оказалось.

III.1.1.3. Классификация описаний проб по обилию таксонов и таксонов по представленности в пробах

Отмеченных выше неоднородностей в распределении числа таксонов, численности и биомассы на участке в б. Ключиха в 2013 г., а также оценки характера размещения недостаточно для выявления эффектов сопряженности в распределении таксонов, для чего может пригодиться формальная процедура кластерного анализа.

На рисунке 2 представлен Q анализ по сходству проб относительно биомассы.

Табл. 2. Основные статистики вариационных рядов (численность особей таксонов в пробах) и тест характера размещения особей в пределах экспериментального полигона (Б. Ключиха, 2013 г.)

Таксоны	M	s	m	s ²	Is	χ^2	d	X
<i>Macoma balthica</i>	40,63	17,50	2,19	306,27	7,54	474,95	10,61	агр.
<i>Crangon crangon</i>	0,16	0,54	0,07	0,29	1,87	118,00	-0,32	случ.
<i>Gammarus sp.</i>	3,31	6,17	0,77	38,12	11,51	725,06	15,75	агр.
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0,19	0,69	0,09	0,47	2,52	158,67	1,42	случ.
<i>Alitta virens</i>	0,06	0,35	0,04	0,12	1,97	124,00	-0,04	случ.
<i>Eteone flava</i>	1,16	1,46	0,18	2,13	1,85	116,27	-0,40	случ.
<i>Arenicola marina</i>	0,81	1,05	0,13	1,11	1,30	85,85	-1,92	случ.
<i>Phyllodoce mucosa</i>	4,16	5,08	0,64	25,82	6,21	391,32	8,60	агр.
<i>Scoloplos armiger</i>	14,09	10,96	1,37	120,18	8,53	537,22	12,00	агр.
<i>Capitella capitata</i>	3,25	4,44	0,56	19,75	6,08	382,77	8,38	агр.
<i>Pygospio elegans</i>	0,03	0,25	0,03	0,06	2,00	126,00	0,04	случ.
<i>Spio theeli</i>	0,47	1,50	0,19	2,25	4,81	302,80	6,22	агр.
<i>Chaetozone setosa</i>	0,13	0,60	0,08	0,37	2,92	184,00	2,38	агр.
<i>Ophelia limacina</i>	0,03	0,25	0,03	0,06	2,00	126,00	0,04	случ.
<i>Travisia forbesii</i>	0,06	0,50	0,06	0,25	4,00	252,00	4,69	агр.
<i>Oligochaeta varia</i>	4,19	6,67	0,83	44,54	10,64	670,03	14,70	агр.
<i>Chironomidae varia</i>	8,53	12,41	1,55	153,94	18,04	1136,75	22,54	агр.
<i>Nemertini</i>	0,63	1,23	0,15	1,51	2,41	152,00	1,15	случ.

Примечание: M – средняя арифметическая; s – стандартное отклонение; m – ошибка средней арифметической; s² – дисперсия; Is – индекс структурности; χ^2 – критерий Пирсона; d – статистика теста достоверности характера размещения организмов; X – характер размещения организмов в местообитании («агр.» – агрегированное, «случ.» – случайное)

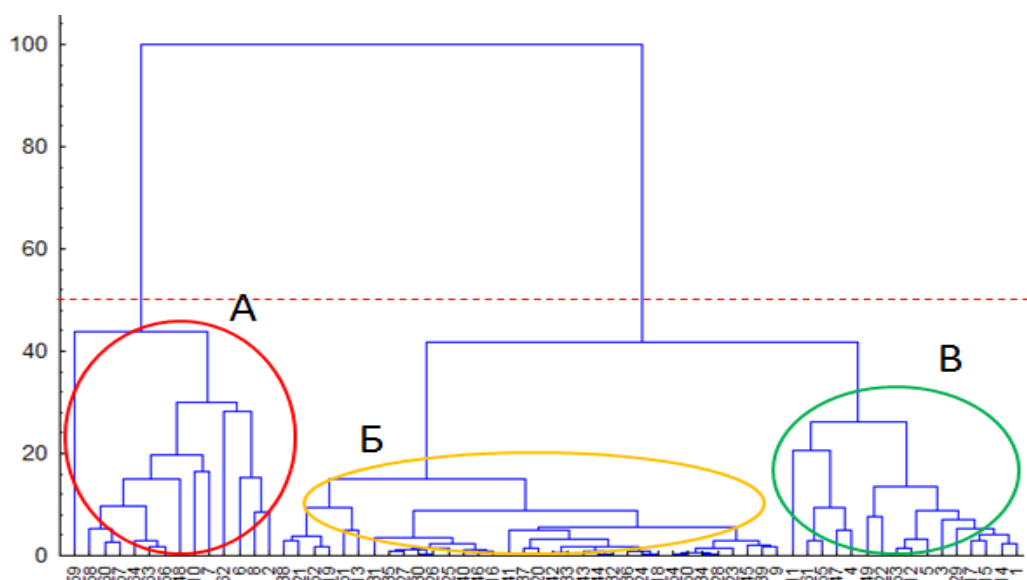


Рис. 2. Сходство выборочных площадок по биомассе (стандартизированные значения) организмов макробентоса. Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения); по оси абсцисс – номера проб (б. Ключиха, 2013 г.)

На уровне сходства не менее 50% пробы разошлись на две группы. В первый кластер входит 14 проб. Остальные пробы группируются в другой кластер. Пробы из первого кластера входят в основном в первую и последнюю, краевые линии отбора проб, где наблюдается постепенное снижение числа таксонов, численности и биомассы (см. рис. 1А, Б, В). Остальные пробы другого кластера попадают в наиболее богатые таксонами, численностью и биомассой участки.

Можно разделить также пробы в 3 кластера (на рис. 2 А, Б, В) на уровне сходства от 15 до 40%. В кластер А вошли почти все те же пробы из кластера 1 на уровне 100%, то есть краевые участки. В кластер В пробы – 1, 3, 4, 5, 11, 12, 14, 15, 17, 22, 29, 47, 49, 53, 55, 61, то есть всего 16 проб. В кластер Б все остальные пробы. Ту же самую группировку проб в кластеры можно видеть на рисунке 3.

57	58	59	60	61	62	63	64
49	50	51	52	53	54	55	56
41	42	43	44	45	46	47	48
33	34	35	36	37	38	39	40
25	26	27	28	29	30	31	32
17	18	19	20	21	22	23	24
9	10	11	12	13	14	15	16
1	2	3	4	5	6	7	8

Рис. 3. Схема классификации выборочных площадок на участке в по данным рис.2. Цифрами обозначены номера проб, цветами выделены кластеры как на рис. 2: красным цветом – А, желтым – Б и зеленым – В (б. Ключиха, 2013 г.)

В кластер В вошли пробы, в которых наблюдались в основном средние значения численности таксонов, численности особей и биомассы. В кластер Б – пробы с максимальными значениями числа таксонов, численности особей и биомассы. Таким образом, условно было выделено 2 кластера со 100%-ой значимостью, где в один кластер вошли внутренние пробы, в другой – краевые. На уровне сходства 15-40% пробы разделились на 3 кластера, которые примерно соответствуют высоким, средним и низким значениям числа таксонов, численности и биомассы особей, что в целом соответствует общему характеру размещения организмов в пределах экспериментального полигона (Рис. 1).

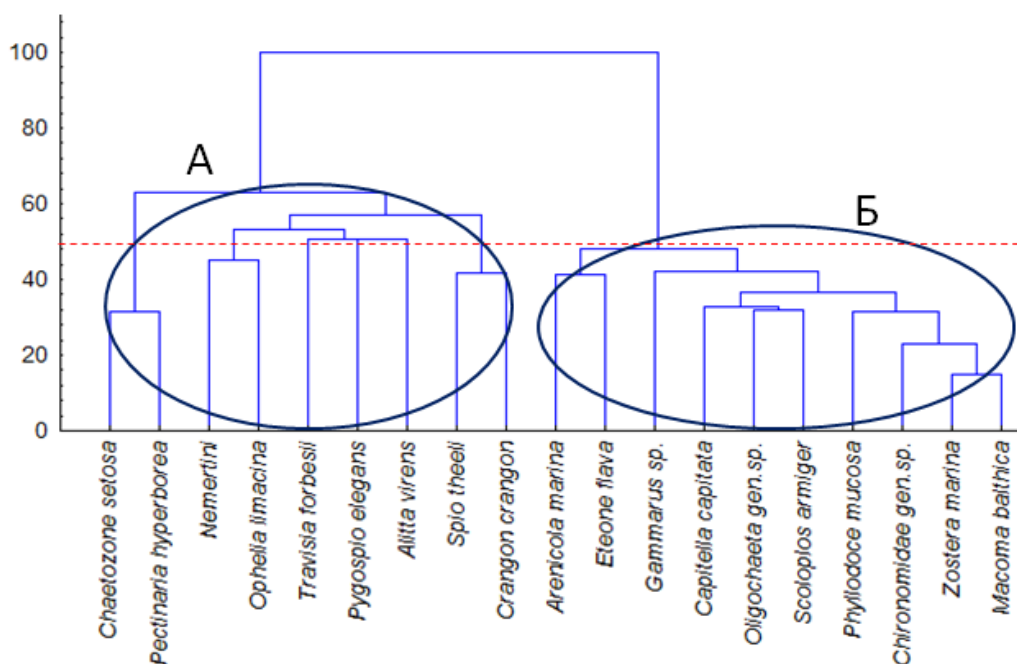


Рис. 4. Сходство встречаемости видов в пробах (стандартизированные значения биомассы). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – таксоны (б. Ключиха, 2013 г.)

На рисунке 4 представлен результат классификации таксонов. На уровне сходства 50-60% таксоны разделились на два кластера. В первый кластер вошло 9 таксонов из 19, в другой 10, то есть таксоны разделились примерно поровну (рис. 4, кластеры А и Б). В кластер А попали в основном многощетинковые черви (*Polychaeta*), и еще два таксона *Nemertini* и *Crangon crangon*. В кластере Б оказались многощетинковые черви (*Arenicola marina*, *Eteone flava*, *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce mucosa*),

ракообразные (*Gammarus sp.*), малощетинковые черви (*Oligochaeta var.*), двустворчатые моллюски (*Macoma balthica*), хирономиды (*Chironomidae var.*) и морские травы (*Zostera marina*). Во втором кластере в 2 раза меньше полихет, зато появляется больше других таксонов. В кластере А как обособленную можно рассматривать пару *Chaetozone setosa* и *Pectinaria hyperborea*. В кластер Б попали таксоны с представленностью в пробах выше 40%, а также доминанты по численности (*Macoma balthica*, *Scoloplos armiger*) и биомассе (*Zostera marina*, *Macoma balthica*, и *Arenicola marina*). Интересно, что в кластере Б выделилась пара из *Arenicola marina* и *Eteone flava* (уровень сходства 50%).

На рис. 5А, Б, В представлены данные по распределению биомассы трех видов-доминантов *Zostera marina*, *Macoma balthica* и *Arenicola marina*. Заметно, что области скученности видов *Zostera marina* и *Macoma balthica* совпадают, в то время как у вида *Arenicola marina* в данных областях наблюдается отсутствие. В анализе этих данных можно выделить один главный эффект: глубоко закапывающиеся формы в целом оказались вне кластера *Zostera marina*, в котором оказались все эпифаунные формы и жители поверхностного слоя грунта.

А	0	0	0	0	4,8	0	0	0
	9,2	35,5	28,0	11,3	8,7	8,9	8,7	0
	69,4	79,3	80,7	77,5	44,4	50,3	11,2	0
	71,5	67,9	104,4	104,5	77,4	25,0	38,7	47,6
	67,0	79,9	67,7	44,8	30,6	85,6	109,4	49,2
	16,0	37,6	37,4	40,6	28,5	18,3	45,1	62,9
	19,6	0	4,3	9,0	39,9	20,1	21,3	48,7
	14,2	0,8	16,4	9,0	11,3	1,3	0	1,0
Б	3,36	3,60	4,12	2,90	3,11	3,55	4,33	5,08
	2,68	4,70	3,96	2,24	3,31	1,18	5,69	3,76
	6,77	8,48	8,76	7,79	5,99	4,55	5,43	3,14
	7,36	9,36	9,31	11,80	8,50	5,78	5,30	4,46
	5,67	6,41	5,77	6,13	9,01	7,13	7,43	5,03
	4,89	4,51	8,16	4,36	6,09	4,33	6,07	7,46
	3,04	3,15	1,97	3,43	6,66	5,23	5,96	4,07
	3,76	4,58	4,56	4,71	3,88	5,13	6,19	6,35
В	0	0	0	0	0,23	1,29	0	0
	1,13	0	2,87	0	0	0	0,16	0
	3,55	0	0	0	1,24	0	0,76	0
	0	0	0	0,50	1,82	0	0,35	0,41
	0	0	0,43	0	0	0	0	0
	0	0	0	0,57	1,01	1,89	0	0
	0,20	0	1,53	0,16	1,87	0	0	0,40
	0	0,13	0,43	0	0	0,39	0,77	0

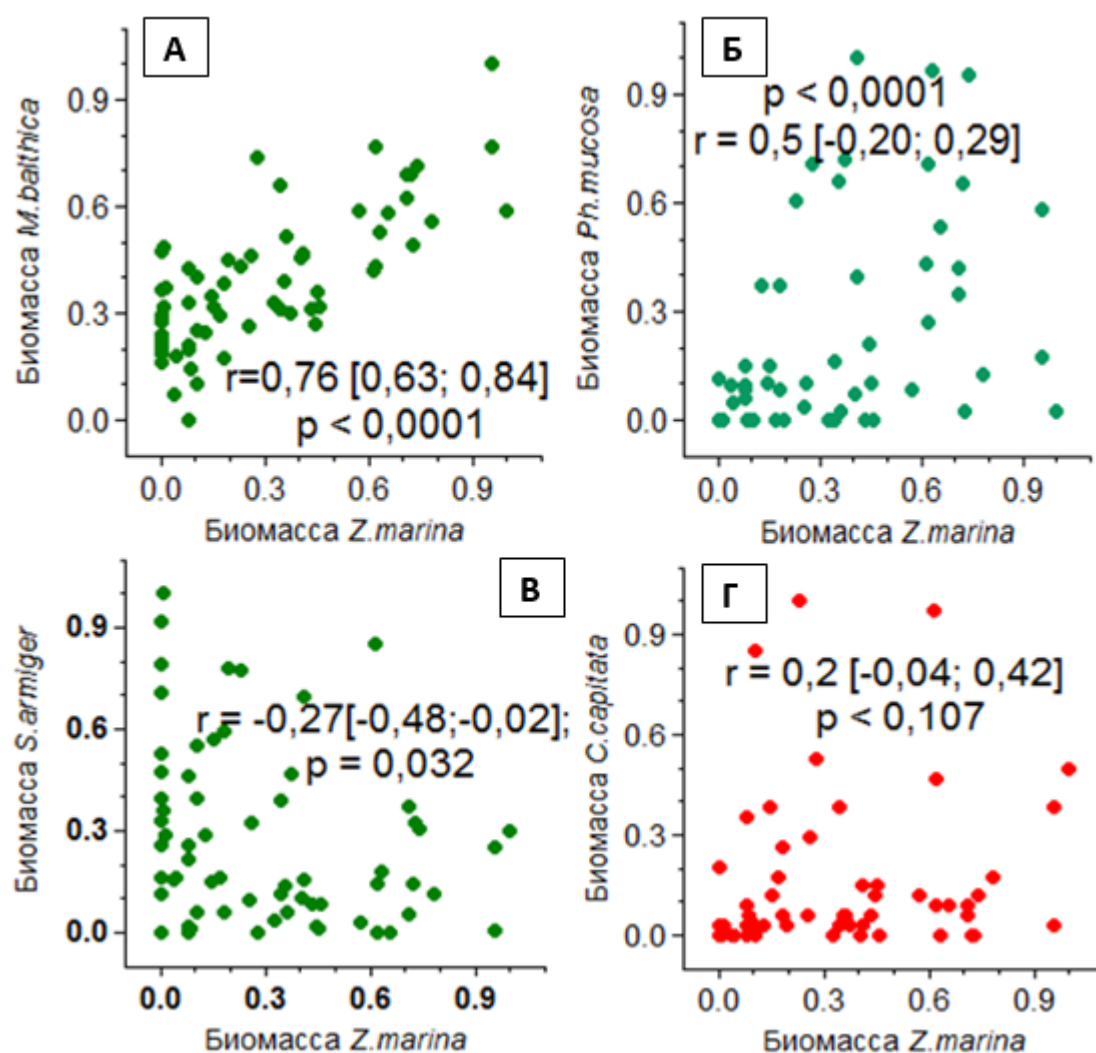
Рис. 5. Биомассы видов в пробах: А - биомасса *Z. marina* (г/0,1 м²); Б - биомасса *M. balthica* (г/0,1 м²); В - биомасса *A. marina* (г/0,1 м²) (б. Ключиха, 2013 г.).

По данным кластерного анализа и анализа распределения биомассы таксонов можно предположить, что, по крайней мере, между видами *Zostera marina*, *Macoma balthica*, *Arenicola marina* могут наблюдаться определенные эффекты сопряженности. Чтобы укрепиться в этом предположении, обратимся к корреляционному анализу связи между наиболее массовыми таксонами экспериментального полигона.

III.1.1.4. Корреляционный анализ

Выше было отмечено, что агрегации особей *M. balthica* заметно тяготеют к относительно плотным зарослям *Zostera marina*. Рассмотрим это явление с использованием процедуры кластерного анализа и с привлечением данных о

распределении на экспериментальном участке других массовых таксонов (рис. 6). В результате значимая положительная корреляция с зарослями *Zostera marina* отмечено не только для *M. Balthica*, но и для *Phyllodoce mucosa*, *Oligochaeta var* и *Chironomidae var*. Слабую обратную, но достоверную корреляцию с *Zostera marina* демонстрируют многощетинковые черви *Scoloplos armiger*, а биомассы *Capitella capitata* и *Arenicola marina* не скоррелированы с биомассой *Zostera marina*.



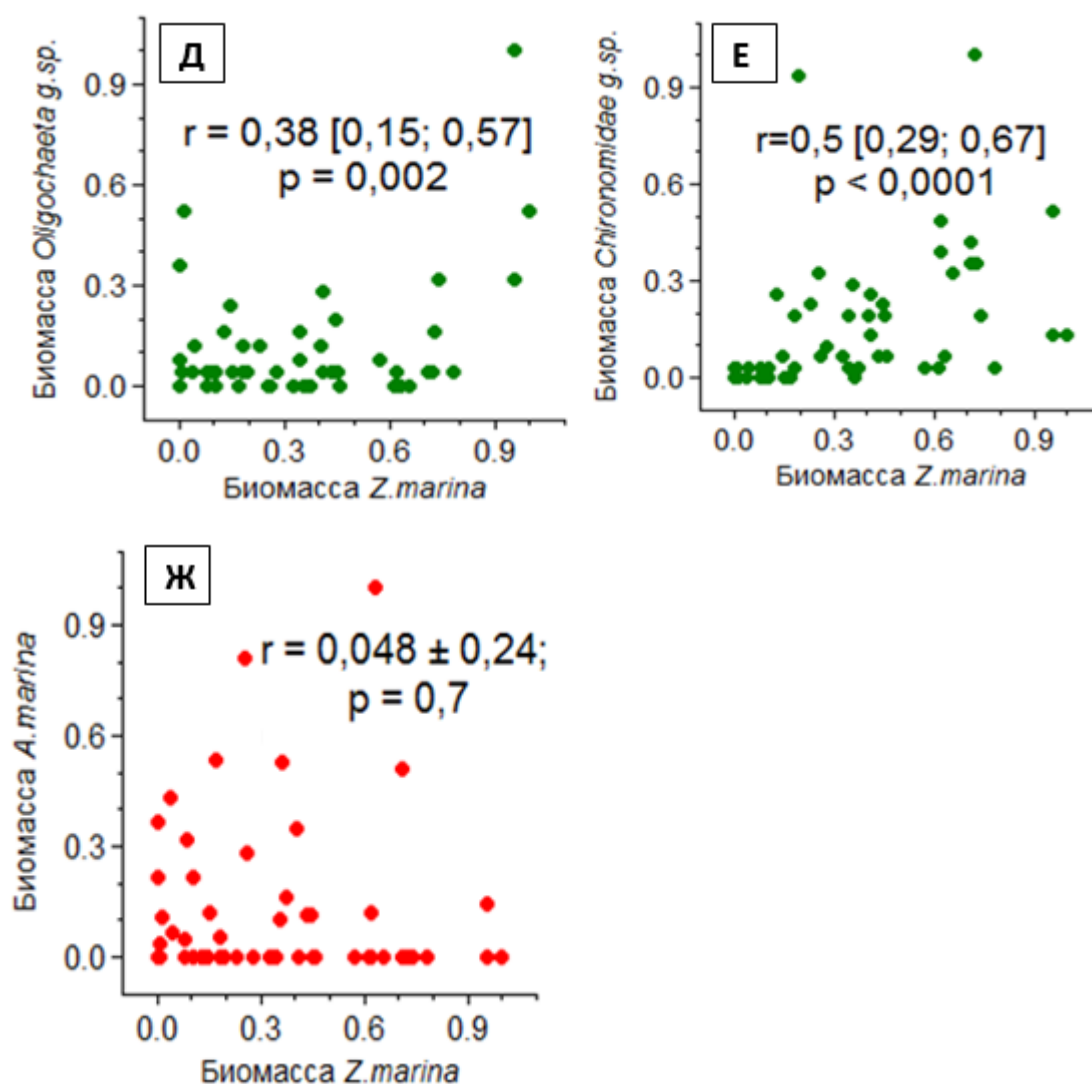


Рис. 6. Связь показателей обилия массовых видов от биомассы *Z. marina*. r - значение коэффициента парной корреляции Пирсона, p - вероятность, красные точки отмечают случаи необнаружения связи, зеленые точки отмечают варианты анализа с достоверной оценкой связи. По оси абсцисс - биомасса *Z.marina*, по оси ординат - показатель обилия организма макробентоса. Варианты анализа: А - нормированные показатели биомассы *M.balthica* и *Z.marina*, нормированные значения биомассы пар таксонов Б - *Ph.mucosa* и *Z.marina*, В - *S.armiger* и *Z.marina*, Г - *C.capitata* и *Z.marina*, Д - *Oligochaeta* var. и *Z.marina*, Е - *Chironomidae* var. и *Z.marina*, Ж - *A.virens* и *Z.marina* (б. Ключиха, 2013 г.).

Аналогичным образом по данным 2017 г. рассмотрим микромасштабное (рамка 0,01 м²) распределение организмов макробентоса на участках в б. Ключиха и в пр. Сухая Салма.

III.1.2. Сборы 2017 г

В 2017 г. был проведен комплекс аналогичных наблюдений, основную идею которых можно обозначить как снятие эффектов воздействия столь мощного эдификатора,

как *Z.marina*. Для этого на участках в б. Ключиха и в проливе Сухая Салма были организованы мелкомасштабные экспериментальные площадки, которые представляли собой квадраты 6х6, откуда было собрано 36 проб (размер каждой 0,01 м²).

III.1.2.1. Бухта Ключиха

Бухта Ключиха представляет собой песчаный пляж. Пробы на участке в 2017 г. были собраны в среднем горизонте литорали при помощи рамки 0,01 м². Точно так же, как это было уже проделано выше, оценим для начала видовое разнообразие, среднюю численность и биомассу на участке.

III.1.2.1.1. Видовое разнообразие, размах колебаний численности и биомассы

Всего на станции в б. Ключиха в 2017 г. было обнаружено 10 таксонов (см. табл. 3). У 3 таксонов из 10 встречаемость в пробах составляет выше 50% (*Oligochaeta var.* 86%, *Macoma balthica* 78%, *Hydrobia ulvae* 50%). Наибольшей средней биомассой на участке в б. Ключиха обладают *Macoma balthica* (0,056 г/0,01 м²) и *Scoloplos armiger* (0,033 г/0,01 м²). Наибольшая средняя численность у таксонов *Macoma balthica* (2 экз./0,01 м²) и *Oligochaeta var* (4 экз./0,01 м²).

Табл. 3. Количественные характеристики таксонов на участке в б. Ключиха, 2017 г.

Таксоны	Встречаемость в пробах, %	\bar{B}	\bar{N}
<i>Capitella capitata</i>	22	0,001	0
<i>Chaetozone setosa</i>	6	0,000	0
<i>Hydrobia ulvae</i>	50	0,003	1
<i>Macoma balthica</i>	78	0,056	2
<i>Micronephtys minuta</i>	6	0,000	0
<i>Oligochaeta var</i>	86	0,005	4
<i>Phyllodoce mucosa</i>	22	0,002	0
<i>Pygospio elegans</i>	22	0,001	0
<i>Scoloplos armiger</i>	44	0,033	1
<i>Spio theeli</i>	39	0,001	1

Примечания: \bar{B} – биомасса, г/0,01 м²; \bar{N} – плотность поселения, экз./0,01 м²

Рассмотрим теперь распределение общего числа таксонов, численности и биомассы по пробам на участке в б. Ключиха, 2017 г. (см. рис. 7А, Б, В). Данные рисунки позволят предварительно оценить наличие возможной неоднородности в распределении.

А	4	5	5	3	4	4
	4	3	3	2	3	2
	3	4	4	6	3	3
	2	4	3	7	3	2
	4	4	5	4	5	3
	7	4	4	2	3	4
Б	6	7	19	9	9	6
	6	4	12	3	6	5
	8	6	15	13	3	19
	3	6	4	10	7	4
	7	7	19	19	11	5
	17	18	21	3	4	11
В	0,065	0,019	0,066	0,039	0,025	0,244
	0,171	0,228	0,025	0,021	0,037	0,046
	0,218	0,118	0,106	0,026	0,008	0,034
	0,027	0,179	0,023	0,033	0,083	0,029
	0,013	0,05	0,236	0,392	0,088	0,105
	0,154	0,37	0,298	0,005	0,01	0,104

Рис. 7. А – число таксонов в отдельных пробах; Б – суммарная численность таксонов в пробах (экз./0,01 м²); В – суммарная биомасса таксонов в пробах (г/0,01 м²). (б. Ключиха, 2017 г.)

На участке в б. Ключиха наблюдается 3 пробы с числом таксонов от 6 до 7, в 17 из 36 проб число таксонов составляет от 4 до 5 и в 16 – от 2 до 3. Примерно в половине проб число таксонов выше 4 и в половине ниже.

В 7 пробах из 36 на участке в б. Ключиха численность составляет от 17 до 21 экз/0,01 м². В 6 пробах – от 10 до 15 экз/0,01 м². В остальных меньше 10 экз/0,01 м². Высокая численность поддерживается за счет видов *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* и *Oligochaeta* var.

В 2 пробах из 36 на участке в б. Ключиха суммарная биомасса в пробах больше 0,3 г/0,01 м². В 5 пробах – от 0,2 до 0,3 г/0,01 м². В 7 пробах – от 0,1 до 0,2 г/0,01 м². В 22

пробах – меньше 0,1 г/0,01 м². Доминанты по биомассе: *Macoma balthica*, *Scoloplos armiger*.

Из всего вышеуказанного следует, что на участке в б. Ключиха в 2017 г. наблюдаются эффекты невыровненности по числу таксонов, численности и биомассе. Для того чтобы оценить характер размещения особей на участках, далее были подсчитаны основные статистики.

III.1.2.1.2 Характер распределения особей

Данные о характере распределения особей в пределах участка в б. Ключиха, 2017 представлены в таблице 4. У 4 таксонов из 10 был выявлен агрегированный характер размещения (*Phyllodoce mucosa*, *Pygospio elegans*, *Spio theeli*, *Oligochaeta* var). Если снова обратиться к таблице 3, то можно увидеть, что среди таксонов с агрегированным характером размещения есть многочисленный на участке вид *Oligochaeta* var. Доминантов по биомассе *Macoma balthica* и *Scoloplos armiger* среди таксонов с агрегированным характером размещения не оказалось. Также в их число не вошел вид с высокой встречаемостью - *Hydrobia ulvae*. В число таксонов с агрегированным характером размещения вошли в основном таксоны с низкой численностью и биомассой и представленностью в пробах на участке. Тем не менее попробуем рассмотреть подробнее размещение таксонов с помощью процедуры кластерного анализа.

Табл. 4. Основные статистики вариационных рядов (численность особей таксонов в пробах) и тест характера размещения особей в пределах экспериментального полигона (б. Ключиха, 2017 г.)

Таксоны	M	s ²	s	m	Is	χ ²	d	X
<i>Capitella capitata</i>	0,33	0,51	0,72	0,12	1,54	54,00	2,09	случ
<i>Chaetozone setosa</i>	0,06	0,05	0,23	0,04	0,97	34,00	-0,06	случ
<i>Hydrobia ulvae</i>	0,69	0,79	0,89	0,15	1,14	39,80	0,62	случ
<i>Macoma balthica</i>	1,69	1,76	1,33	0,22	1,04	36,38	0,22	случ
<i>Micronephtys minuta</i>	0,06	0,05	0,23	0,04	0,97	34,00	-0,06	случ
<i>Oligochaeta</i> var	4,08	14,59	3,82	0,64	3,57	125,08	7,51	агрег

<i>Phyllodoce mucosa</i>	0,36	0,64	0,80	0,13	1,76	61,77	2,81	агрег
<i>Pygospio elegans</i>	0,36	0,64	0,80	0,13	1,76	61,77	2,81	агрег
<i>Scoloplos armiger</i>	0,64	0,69	0,83	0,14	1,09	38,04	0,42	случ
<i>Spio theeli</i>	0,94	2,91	1,71	0,28	3,08	107,88	6,38	агрег

Примечание: М – средняя арифметическая; s – стандартное отклонение; m – ошибка средней арифметической; s^2 – дисперсия; Is – индекс структурности; χ^2 – критерий Пирсона; d – статистика d; X – характер распределения особей размещения особей в пространстве («агр.» - агрегированное, «случ.» - случайное).

III.1.2.1.3. Классификация описаний проб по таксонам и таксонов по пробам

На рисунке 8 представлено сходство на участке в б. Ключиха, 2017 г. проб по представленности организмов макробентоса.

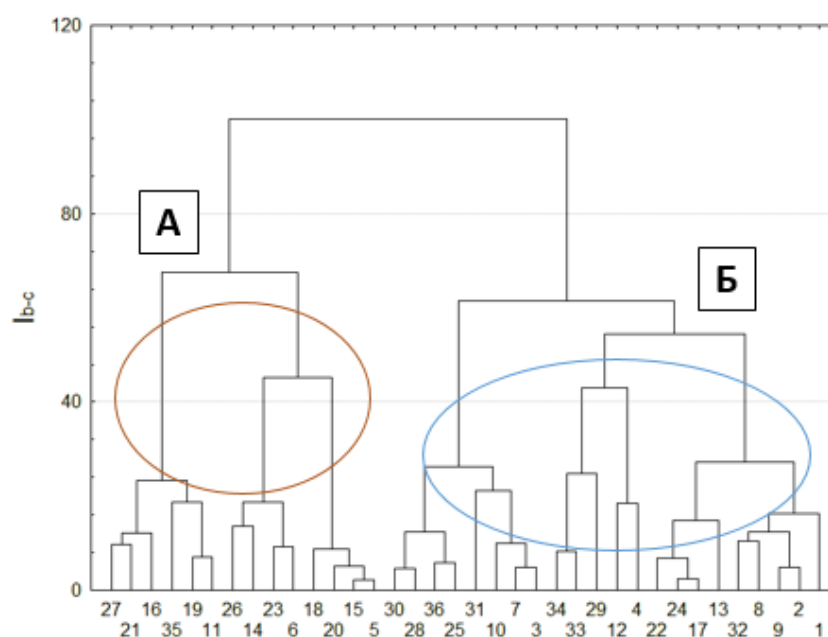


Рис.8. Сходство выборочных площадок участка по биомассе (стандартизированные значения) организмов макробентоса. Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения); по оси абсцисс – номера проб (б. Ключиха, 2017 г.).

При классификации пробы разделились на две группы. В кластер А из 36 проб попало 14 проб, в кластер Б – 22 пробы. Кластер Б по объему больше кластера А. Что касается попавших в кластеры проб, то их группировку в кластеры на участке в б. Ключиха можно видеть на рисунке 9.

36	35	34	33	32	31
25	26	27	28	29	30
24	23	22	21	20	19
13	14	15	16	17	18
12	11	10	9	8	7
1	2	3	4	5	6

Рис. 9. Схема классификации выборочных площадок на участке по данным рис.8. Цифрами обозначены номера проб, цветами выделены кластеры как на рис. 8: синим цветом – А, белым – Б (б. Ключиха, 2017 г.)

В кластер А попадают в основном участки с низкой суммарной биомассой, а в Б с высокой. Участки с низкой суммарной биомассой также совпадают с участками низкой биомассы на участке в б. Ключиха *Macoma balthica* (см.рис. 7В), что вполне логично с учетом доминирования данного вида по биомассе на участке. Однако этот таксон относится к числу таксонов со случайным характером размещения, поэтому этот результат может быть недостоверным. Частично в кластер А попадают участки с низкой численностью *Oligochaeta var.*

На рисунке 10 представлена классификация сходства таксонов на участке в б. Ключиха, 2017 г.

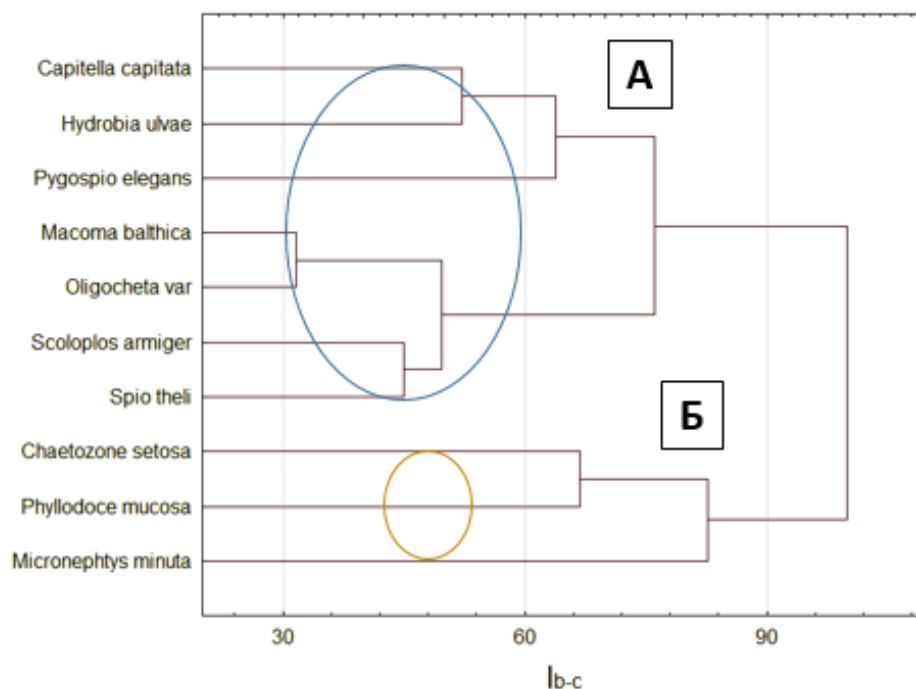


Рис. 10. Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Ключиха, 2017 г.)

На уровне сходства 70-80% таксоны распались на 2 кластера (А и Б на рис. 10). В кластер Б попали многощетинковые черви *Polychaeta*, малочисленные и малообильные на участке. Только для одного из этих видов был выявлен агрегированный характер размещения (*Phyllodoce mucosa*). Другие виды с агрегированным типом размещения оказались в кластере А (*Oligochaeta var*, *Spio theeli*, *Pygospio elegans*), но на уровне значимости ниже 70% эти три вида попали в разные кластеры. *Spio theeli* на уровне значимости 40-50% оказался в одном кластере с доминантом по биомассе на участке *Scoloplos armiger*. Доминанты по численности *Macoma balthica* и *Oligochaeta var* оказались в одном таксоне (уровень значимости 30%). На уровне значимости 40-50% *Macoma balthica* и *Scoloplos armiger*, доминанты по биомассе, попали в один кластер. На уровне значимости 60-70% делят один кластер *Pygospio elegans*, *Hydrobia ulvae*, *Capitella capitata*).

Если сравнить эти данные с данными на рис.4, то заметно, что некоторые виды снова попали в один кластер (*Macoma balthica*, *Oligochaeta var*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*), а некоторые на этот раз оказались в другом кластере (*Spio theeli*, *Pygospio elegans*). *Phyllodoce mucosa* на этот раз также в другом кластере. Между таксонами *Oligochaeta var* и *Scoloplos armiger* на уровне значимости 40-50 % по-прежнему наблюдается сходство.

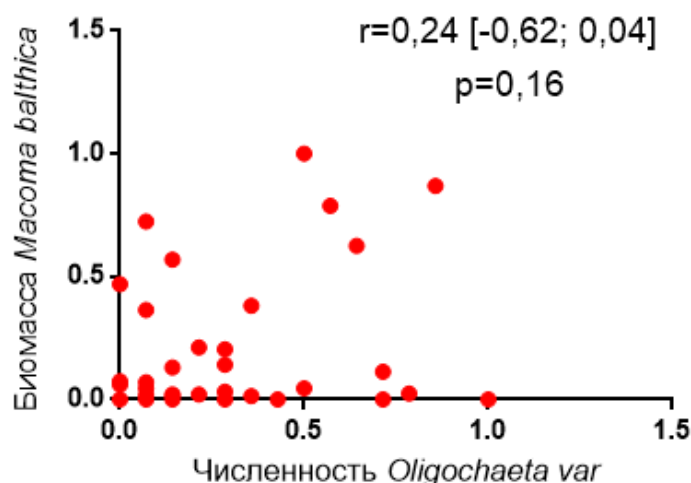
А	0,06	0,006	0,007	0,004	0,009	0,205
	0,161	0,133	0	0,02	0,021	0,04
	0,108	0	0,032	0	0,005	0
	0	0	0,013	0,006	0,058	0,017
	0,006	0,037	0,223	0,246	0,013	0,103
	0,006	0,177	0,283	0	0,004	0
Б	3	2	11	5	4	1
	2	0	10	1	0	4
	5	2	10	6	1	14
	1	0	1	3	4	0
	3	2	8	12	7	1
	2	9	7	0	2	4

Рис. 11. Биомасса и численность видов в пробах: А - биомасса *M. balthica* (г/0,01 м²); Б - численность *Oligochaeta var* (экз/0,01 м²) (Б.Ключиха, 2017 г.).

С учетом всего вышеизложенного возможно имеет смысл подробнее рассмотреть связь между численностью *Oligochaeta var.* и биомассой *Macoma balthica*.

III.1.2.1.4. Корреляционный анализ

На рис. 12 представлен корреляционный анализ данных для выявления возможной связи между численностью *Oligochaeta var.* и биомассой *Macoma balthica*.



таксонов *Hydrobia ulvae* (60 экз./0,01 м²), *Macoma balthica* (17 экз./0,01 м²), *Oligochaeta var* (14 экз./0,01 м²).

Табл. 5. Количественные характеристики таксонов на участке в пр. Сухая Салма, 2017 г.

Таксоны	Встречаемость в пробах, %	\bar{B}	\bar{N}
<i>Arenicola marina</i>	6	0,000	0
<i>Capitella capitata</i>	14	0,000	0
<i>Chironomidae var</i>	72	0,003	2
<i>Halicryptus spinulosus</i>	6	0,001	0
<i>Hydrobia ulvae</i>	100	0,283	60
<i>Insecta var</i>	3	0,000	0
<i>Littorina littorea</i>	31	0,010	0
<i>Macoma balthica</i>	100	0,480	17
<i>Mya arenaria</i>	8	0,077	0
<i>Mytilus edulis</i>	14	0,040	0
<i>Nematoda</i>	6	0,000	0
<i>Nemertini</i>	3	0,012	0
<i>Oligochaeta var</i>	97	0,018	14
<i>Pygospio elegans</i>	3	0,000	0
<i>Scoloplos armiger</i>	8	0,003	0
<i>Spio theeli</i>	3	0,000	0

Примечания: \bar{B} – биомасса, г/0,01 м²; \bar{N} – плотность поселения, экз./0,01 м²

Рассмотрим теперь распределение общего числа таксонов, численности и биомассы по пробам на участке в пр. Сухая Салма, 2017 г. (см. рис. 13А, Б, В). Данные рисунки позволят предварительно оценить наличие возможной неоднородности в распределении.

А	5	6	6	6	4	5
	5	4	4	5	4	4
	4	4	5	4	6	5
	4	5	3	6	4	5
	6	6	5	4	4	5
	6	5	4	4	5	3
Б	61	88	118	111	117	128
	104	104	140	107	124	72
	61	113	87	125	85	85
	75	126	110	66	81	108
	111	101	96	90	55	66
	83	67	77	101	89	61
В	0,656	0,574	3,216	0,944	1,303	1,084
	0,515	0,87	1,087	1,919	0,711	0,337
	0,662	0,903	0,584	0,727	0,671	0,77
	0,804	1,361	0,594	1,316	0,931	0,76
	0,821	0,983	1,263	0,616	0,76	0,329
	1,168	1,177	0,274	1,253	0,514	0,847

Рис. 13. А – число таксонов в отдельных пробах; Б – суммарная численность таксонов в пробах (экз./0,01 м²); В – суммарная биомасса таксонов в пробах (г/0,01 м²). (пр. Сухая Салма, 2017 г.)

В 20 пробах из 36 (что составляет больше половины проб) число таксонов от 5 до 6, в 16 – от 3 до 4 (см.рис.13).

В 11 пробах из 36 суммарная численность составляет от 110 до 140 экз./0,01 м². В 15 пробах – от 80 до 110 экз./0,01 м². В 10 пробах – от 50 до 80 экз./0,01 м². Заметны участки сгущенности особей в различных частях участка. Высокая численность на участке определяется в основном тремя видами: *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* и *Oligochaeta var.*

В 11 пробах из 36 на участке в пр. Сухая Салма суммарная биомасса в пробах больше 1 г/0,01 м². В 13 пробах из 36 – от 0,7 до 1 г/0,01 м². В 12 пробах от 0,2 до 0,7 г/0,01 м². Основными доминантами по биомассе также оказываются *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* и *Oligochaeta var.*

Перейдем к характеру распределения особей на участке в пр. Сухая Салма, 2017 г.

III.1.2.2.2 Характер распределения особей

В таблице 6 представлены данные о характере размещения таксонов на участке в пр. Сухая Салма, 2017 г.

Табл. 6. Основные статистики вариационных рядов (численность особей таксонов в пробах) и тест характера размещения особей в пределах экспериментального полигона (пр. Сухая Салма, 2017 г.)

Таксоны	M	s ²	s	m	Is	χ^2	d	X
<i>Arenicola marina</i>	0,06	0,05	0,23	0,04	0,97	34,00	-0,06	случ
<i>Capitella capitata</i>	0,14	0,12	0,35	0,06	0,89	31,00	-0,43	случ
<i>Chironomidae var.</i>	2,11	4,04	2,01	0,34	1,92	67,05	3,27	агрег
<i>Halicryptus spinulosus</i>	0,06	0,05	0,23	0,04	0,97	34,00	-0,06	случ
<i>Hydrobia ulvae</i>	59,97	426,94	20,66	3,44	7,12	249,16	14,02	агрег
<i>Insecta var.</i>	0,03	0,03	0,17	0,03	1,00	35,00	0,06	случ
<i>Littorina littorea</i>	0,33	0,29	0,53	0,09	0,86	30,00	-0,56	случ
<i>Macoma balthica</i>	16,83	48,94	7,00	1,17	2,91	101,76	5,96	агрег
<i>Mya arenaria</i>	0,08	0,08	0,28	0,05	0,94	33,00	-0,18	случ
<i>Mytilus edulis</i>	0,22	0,35	0,59	0,10	1,57	55,00	2,18	агрег
<i>Nematoda</i>	0,11	0,27	0,52	0,09	2,46	86,00	4,81	агрег
<i>Nemertini</i>	0,03	0,03	0,17	0,03	1,00	35,00	0,06	случ
<i>Oligochaeta var.</i>	14,14	57,67	7,59	1,27	4,08	142,75	8,59	агрег
<i>Pygospio elegans</i>	0,03	0,03	0,17	0,03	1,00	35,00	0,06	случ
<i>Scoloplos armiger</i>	0,08	0,08	0,28	0,05	0,94	33,00	-0,18	случ
<i>Spio theeli</i>	0,03	0,03	0,17	0,03	1,00	35,00	0,06	случ

Примечание: M – средняя арифметическая; s – стандартное отклонение; m – ошибка средней арифметической; s² – дисперсия; Is – индекс структурности; χ^2 – критерий Пирсона; d – статистика d; X – характер распределения особей размещения особей в пространстве («агр.» – агрегированное, «случ.» – случайное).

У 6 таксонов из 16 наблюдается агрегированный характер размещения (*Chironomidae var.*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Nematoda*, *Oligochaeta var.*). При этом следует отметить, что среди данных таксонов находятся три с высокой численностью и биомассой на участке (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Oligochaeta var.*). Рассмотрим подробнее возможные взаимосвязи с помощью процедуры классификации описаний.

III.1.2.2.3. Классификация описаний проб по таксонам и таксонов по пробам

На рисунке 14 показан Q анализ сходства проб на участке в пр. Сухая Салма, 2017 г.

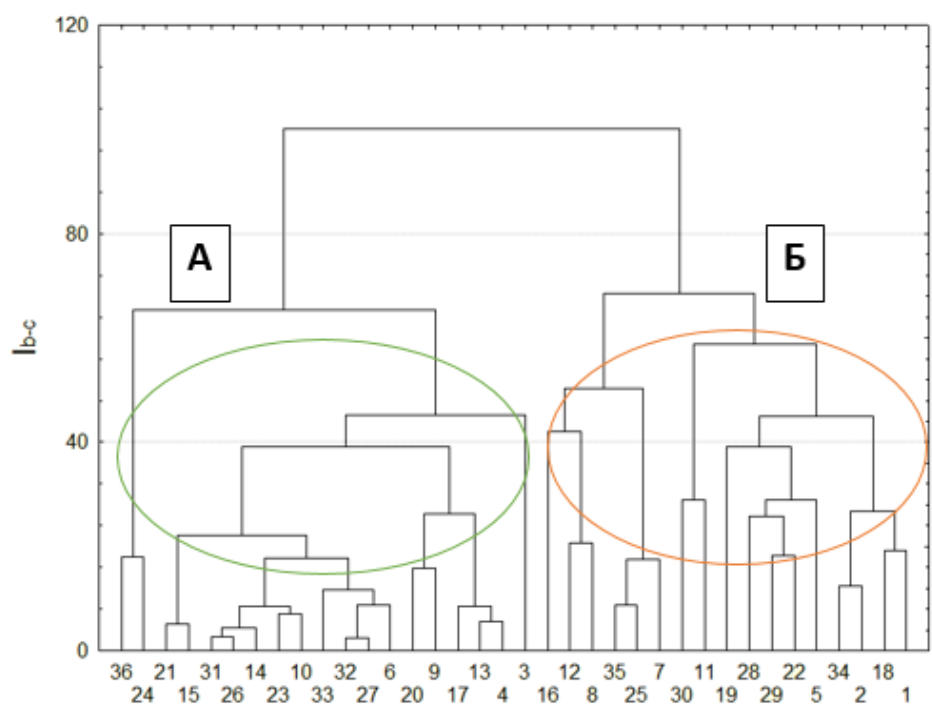


Рис. 14. Сходство выборочных площадок участка по биомассе (стандартизированные значения) организмов макробентоса. Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения); по оси абсцисс – номера проб (пр. Сухая Салма, 2017 г.)

В кластер А вошло 19 проб, в кластер Б – 17 проб, то есть пробы разделились примерно поровну между двумя кластерами (уровень сходства 70%). То же самое разделение представлено в табличке на рисунке 15.

36	35	34	33	32	31
25	26	27	28	29	30
24	23	22	21	20	19
13	14	15	16	17	18
12	11	10	9	8	7
1	2	3	4	5	6

Рис. 15. Схема классификации выборочных площадок на участке по данным рис.14. Цифрами обозначены номера проб, цветами выделены кластеры как на рис. 14: синим цветом – А, белым – Б (пр. Сухая Салма, 2017 г.)

Разделение проб по кластерам не удастся связать с суммарной биомассой и биомассой таксонов-доминантов в пробах, как и с другими характеристиками (см. рис. 13 и 17).

На рисунке 16 R анализ представленности таксонов в пробах.

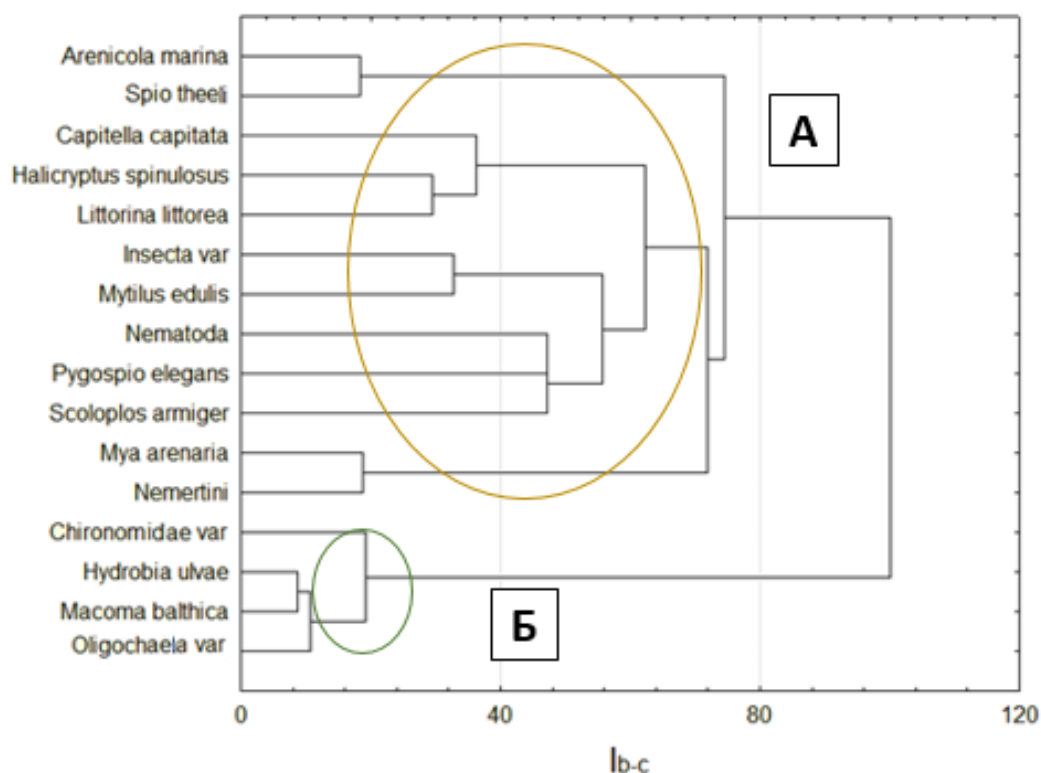


Рис. 16. Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат - расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (пр. Сухая Салма, 2017 г.)

При уровне значимости 70% таксоны разделились на 2 кластера: в кластер А вошло 11 таксонов, в кластер Б 4 таксона. При этом во второй кластер попали все те виды (*Macoma balthica*, *Oligochaeta var* и *Hydrobia ulvae*), которые являются самыми обильными на данном участке. В том же кластере оказался и таксон хирономид.

На рис. 17 представлены данные о распределении биомассы трех массовых таксонов на участке в пр. Сухая Салма: *Macoma balthica*, *Oligochaeta var* и *Hydrobia ulvae*.

А	0,426	0,229	0,519	0,556	0,853	0,643
	0,307	0,484	0,707	0,303	0,24	0,12
	0,438	0,497	0,333	0,303	0,481	0,364
	0,643	0,776	0,25	0,967	0,749	0,399
	0,552	0,722	0,778	0,428	0,601	0,032
	0,424	0,311	0,015	0,971	0,277	0,585
Б	0,1	0,271	0,484	0,348	0,436	0,428
	0,196	0,38	0,36	0,364	0,44	0,209
	0,184	0,392	0,232	0,388	0,161	0,192
	0,157	0,572	0,32	0,122	0,155	0,264
	0,24	0,24	0,456	0,152	0,15	0,29
	0,284	0,246	0,244	0,272	0,228	0,248
В	0,031	0,029	0,039	0,033	0,013	0,009
	0,007	0,005	0,019	0,01	0,014	0
	0,01	0,009	0,01	0,035	0,012	0,01
	0,003	0,009	0,024	0,02	0,026	0,02
	0,015	0,005	0,013	0,031	0,008	0,005
	0,004	0,014	0,014	0,009	0,006	0,014

Рис. 17. Биомасса видов в пробах: А - биомасса *M. balthica* (г/0,01 м²); Б – биомасса *Hydrobia ulvae* (г/0,01 м²); В - биомасса *Oligochaeta var* (г/0,01 м²) (пр. Сухая Салма, 2017 г.).

Глядя на рис. 17 нельзя отметить какие-либо ярко выраженные сходные места скоплений видов на полигоне участка в пр. Сухая Салма, 2017 г. С одной стороны, по данным кластерного анализа и анализа характера размещения особей можно отметить явное тяготение видов друг к другу, с другой стороны, это не заметно по данным сравнения распределения биомассы таксонов по участку. Тем не менее попробуем развить анализ при помощи применения процедуры корреляционного анализа.

III.1.2.2.4. Корреляционный анализ данных

На рис. 18 представлены данные корреляционного анализа по участку в пр. Сухая Салма, 2017 г.

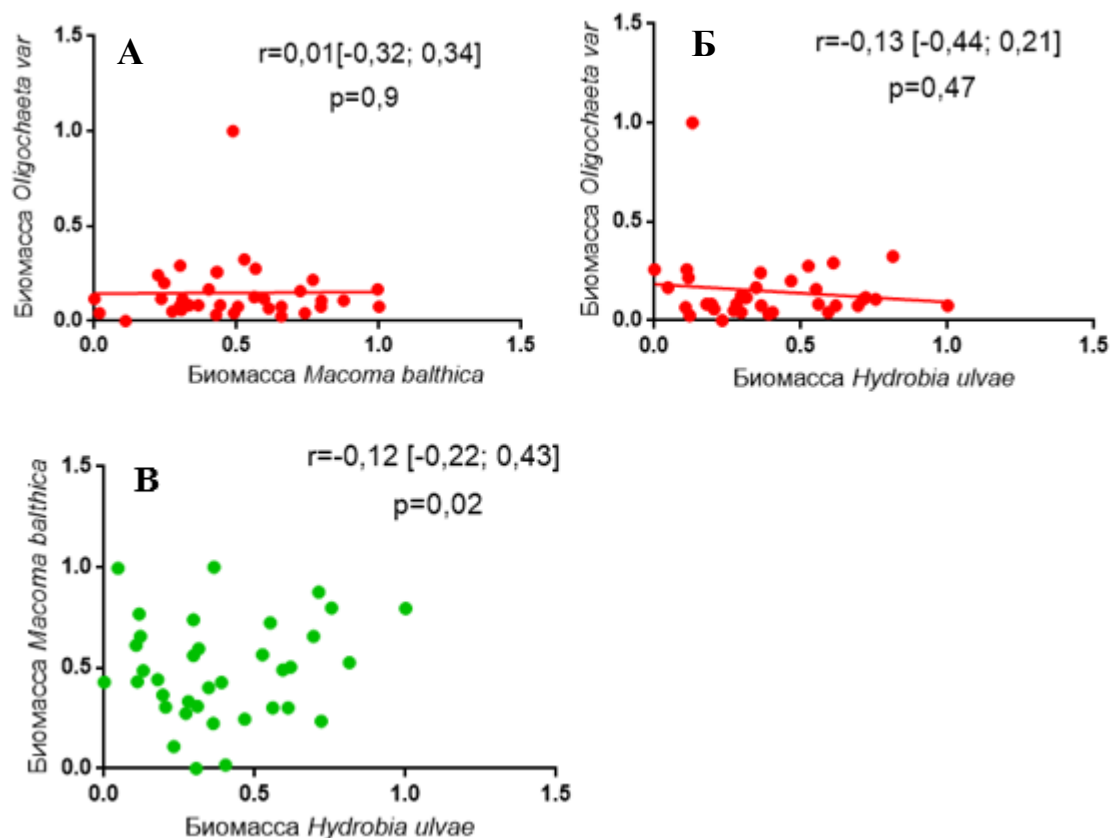


Рис. 18. Связь между показателями обилия массовых видов, r - значение коэффициента парной корреляции Пирсона, p - вероятность, красные точки отмечают случаи необнаружения связи, зеленые точки отмечают варианты анализа с достоверной оценкой связи. Варианты анализа: А - нормированные показатели биомассы *Macoma balthica* и *Oligochaeta var.*, Б - *Oligochaeta var.* и *Hydrobia ulvae*, В – *Macoma balthica* и *Hydrobia ulvae* (пр. Сухая Салма, 2017 г.).

Согласно данным рис. 18 есть слабая отрицательная связь между *Macoma balthica* и *Hydrobia ulvae*, связь между другими видами-доминантами на участке в пр. Сухая Салма 2017 г. отсутствует.

III.2. *Mya arenaria* как вид эдификатор в организации сообществ глинисто-песчаной литорали

Многие исследователи литорали Белого моря (Русанова, 1966; Щербакова, 2006) указывают, что двустворчатый моллюск *Mya arenaria* является фонообразующим видом на участках литорали бухт Сельдяная, Яковлева и Лебяжья. Его присутствие может оказывать влияние на присутствие в данных местах других таксонов. Для того чтобы проверить данное предположение, был организован нерегулярный пробоотбор. На 3 участках песчано-илистой литорали, в бухтах Лебяжья, Яковлева и Сельдяная, кидали рамки размером $0,1 \text{ м}^2$ в предполагаемых местах скопления мий. Всего было получено 30 проб с трех участков. При этом отбор проб был произведен так, чтобы захватить плотные

(более 25 экз.), средние по плотности (10 - 24 экз.) и редкие (менее 5 экз.) скопления особей песчаных ракушек (Рис. 19). Число имеющихся здесь раковин определяли по числу отверстий в грунте, которые оставляют сифоны. Этот эксперимент был проведен дважды, в 2013 и 2014 годах.

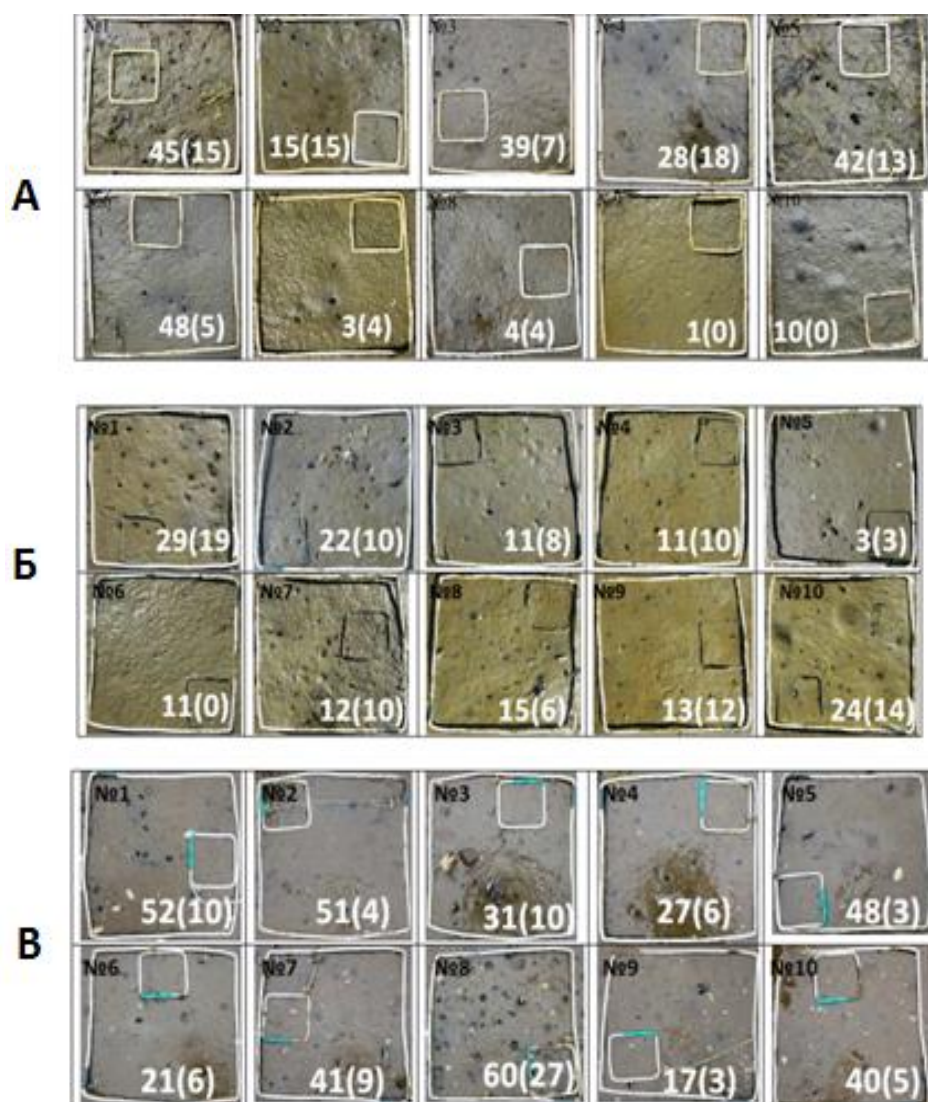
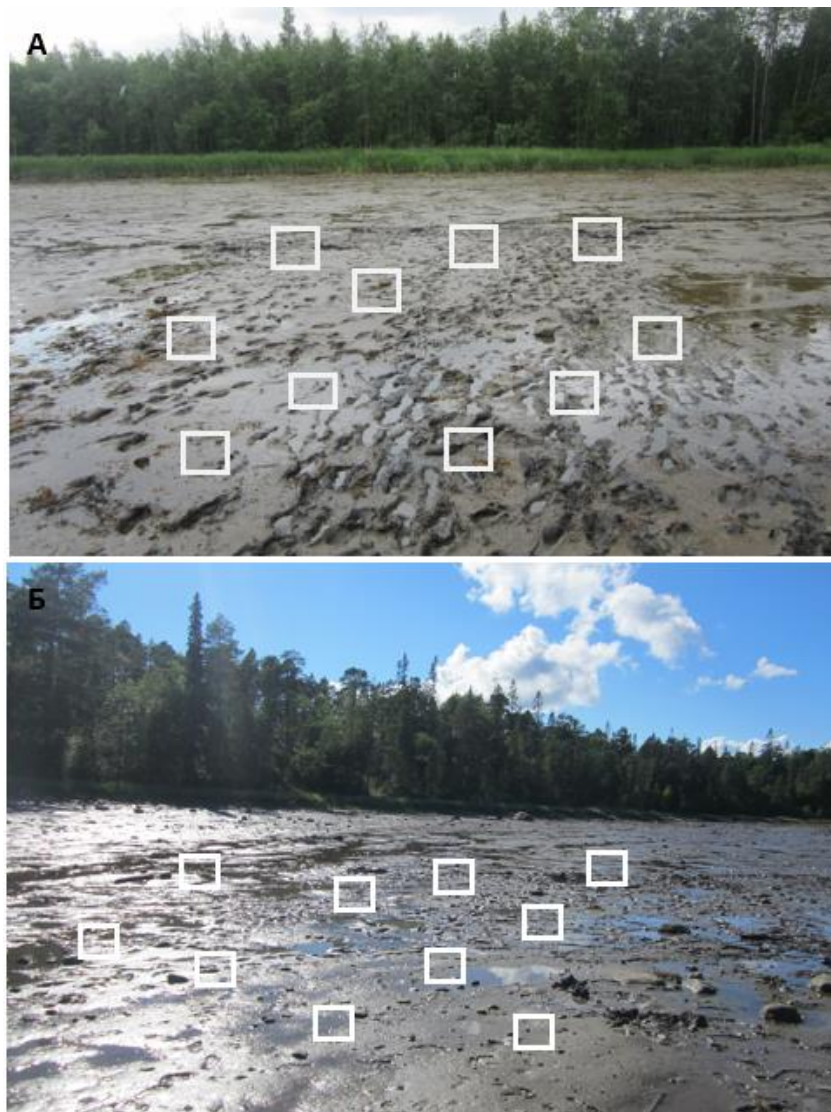


Рис. 19. Предварительная визуализация особенностей выборочных площадок в б. Сельдяная (А), б. Яковлева (Б) и б. Лебяжья (В). Цифрами обозначено число реально обнаруженных особей, а в скобках - число сифональных отверстий, найденных при предварительной визуальной оценке числа моллюсков (2013 г.)

На рисунке видно, что на участке А реальное число раковин могло быть больше предполагаемого в 2-5, а иногда и 9 раз. На участке Б только в одном месте число реально обнаруженных раковин было значительно больше, в других примерно в 2 раза или практически не отличалось от предполагаемого. На участке В реально обнаруженных раковин больше на всех участках в 2-5, а иногда и 10 раз.

III.2.1 Съёмка 2013 г.

Экспериментальный пробоотбор в местах скопления мий был проведен в 2013 г. Участки, с которых были взяты пробы, представлены на рис. 20 А-В. Как было указано выше, сбор материала представлял собой кидание рамок в местах скопления мий и сбор материала в размере 10 проб с участка.



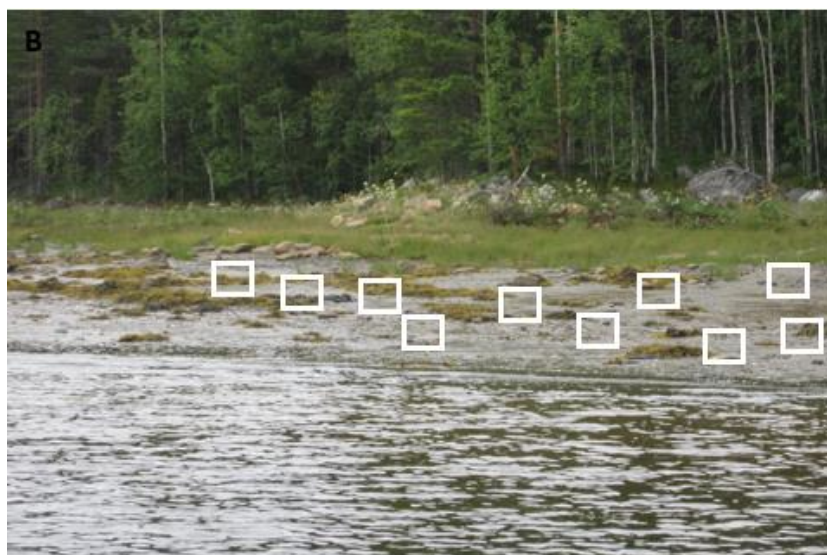


Рис. 20. Экспериментальные участки, где А – бухта Сельдяная, Б – бухта Яковлева, В – бухта Лебяжья

П.2.1.1 Бухта Сельдяная

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Сельдяная представлены на рисунке 21 А.

Вид	Номер пробы																			
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta var	380	0,38	960	0,96	1280	1,28	853	0,85	507	0,51	2000	2,00	2213	2,21	1280	1,28	1973	1,97	1093	1,09
Nematoda var	530	0,53	620	0,62	1253	1,25	773	0,77	373	0,37	1547	1,55	1547	1,55	880	0,88	1413	1,41	1120	1,12
Chironomidae var	130	0,13	0	0	10	0,01	30	0,03	150	0,15	40	0,04	60	0,06	20	0,02	0	0	50	0,05
Hydrobia sp.	200	1,72	130	1,23	50	0,47	290	3,03	110	1,12	330	3,52	190	2,19	270	3,41	120	1,28	110	1,02
Mya arenaria	45	334,50	15	373,05	39	134,51	28	492,56	42	380,79	48	193,30	3	74,58	4	85,97	1	11,53	10	5,00
Macoma balthica	10	2,92	35	8,25	24	3,63	39	6,43	16	1,39	12	3,27	3	0,56	28	4,80	16	1,57	29	2,44
Alita virens	10	1,28	7	0,81	3	0,27	13	0,92	6	2,01	3	0,26	2	0,26	0	0	3	0,11	2	0,10
Arenicola marina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,14	0	0	0	0	2	0,09
Mytilus edulis	1	0,49	0	0	2	0,37	0	0	0	0	0	0	1	0,03	0	0	0	0	0	0
Littorina saxatilis	3	0,24	1	0,11	0	0	0	0	7	0,42	0	0	1	0,03	0	0	0	0	0	0
Littorina littorea	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0,38	1	0,11	0	0	0	0	0	0	0	0
Littorina obtusata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,03	0	0	0	0	0	0
Fucus vesiculosus	-	11,67	0	0	0	0	0	0	-	4,68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zostera marina	-	0,0	0	0	0	0	0	0	-	83,09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chlorophyta	-	98,94	0	0	0	0	0	0	-	18,68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

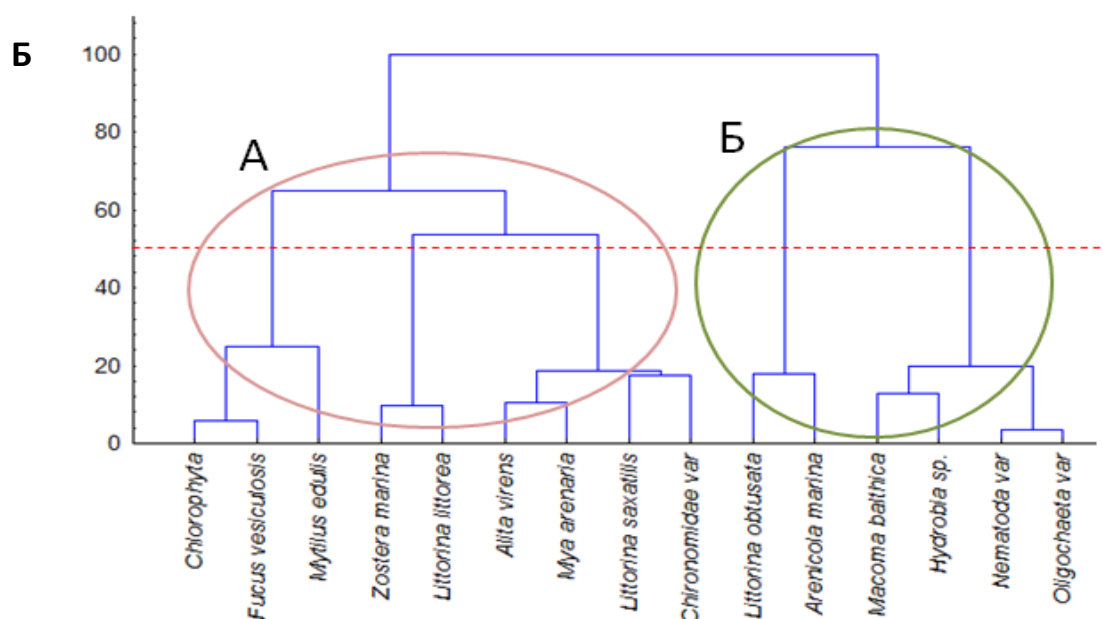


Рис. 21. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; В – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Сельдяная, 2013 г.).

Всего на участке было обнаружено 15 таксонов, от 6 до 12 таксонов в отдельных пробах. Биомасса *Mya arenaria* варьирует в пробах от 5 до 492,56 г/0,1м² (в среднем 208,58 г/0,1м²), численность – от 1 до 48 экз./0,1м² (в среднем 23 экз./0,1м²). Наиболее представленными таксонами оказались *Oligochaeta varia* и *Nematoda varia* (средние значения численности 1254 и 1006 экз./0,1 м², соответственно).

В соответствии с планом эксперимента на участке удалось получить: 5 проб с относительно высокой численностью песчаных ракушек (28 – 48 экз./0,1м², биомасса 134 – 380 г/0,1м²), две пробы со средней численностью (10 и 15 экз./0,1м², биомасса 5 г/0,1м² и 373 г/0,1м²) и 3 пробы с низкой численностью (1 – 4 экз./0,1м², биомасса 11 – 86 г/0,1м²).

Для оценки согласованности в распределении была предпринята процедура классификации описаний таксонов в пробах (см. рис. 21Б).

Кластер А составило 9 таксонов, кластер Б – 6 таксонов (уровень сходства 70%). В кластер А вместе с *Mya arenaria* вошли водоросли (*Chlorophyta* и *Fucus vesiculosus*), взморник морской, моллюски (*Mytilus edulis*, *Littorina sp.*), хирономиды и многощетинковый червь *Alitta virens*. На уровне сходства 20% в одном кластере с мией *Alitta virens*, *Littorina saxatilis* и *Chironomidae var.*

III.2.1.2 Бухта Яковлева

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Яковлева представлены на рисунке 22А.

А

Вид	Номер пробы																			
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Oligochaeta</i> var	560	0,56	746,67	0,75	880	0,88	826,67	0,83	906,67	0,91	746,67	0,75	1680	1,68	746,67	0,75	453,33	0,45	746,67	0,75
<i>Nematoda</i> var	1120	1,12	1573,33	1,57	1280	1,28	1040	1,04	1706,67	1,71	1146,67	1,15	1333,33	1,33	933,33	0,93	506,67	0,51	773,33	0,77
<i>Hydrobia</i> sp.	230	2,00	180	1,70	140	1,13	200	1,55	130	1,24	120	1,32	200	1,80	310	3,59	150	1,39	300	3,01
<i>Mya arenaria</i>	29	617,53	22	516,33	11	280,73	11	219,28	3	98,11	11	3,39	12	320,06	15	369,82	13	345,00	24	521,10
<i>Macoma balthica</i>	34	10,33	42	5,75	25	2,25	79	4,46	52	1,26	43	0,73	135	5,72	29	2,79	74	5,05	22	1,59
<i>Alita virens</i>	15	0,35	16	1,08	0	0	17	0,88	2	0,13	3	0,83	9	2,34	11	0,51	9	0,37	9	0,88
<i>Mytilus edulis</i>	5	6,91	1	0,19	0	0	3	5,31	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,79	0	0
<i>Littorina saxatilis</i>	0	0	1	0,04	0	0	3	0,12	0	0	0	0	3	0,16	1	0,39	1	0,02	0	0
<i>Littorina littorea</i>	0	0	1	0,15	0	0	1	0,09	0	0	0	0	0	0	1	0,55	1	0,05	0	0
<i>Fucus vesiculosus</i>	0	0	-	3,37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zostera marina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	41,72	0	0	0	0	0	0

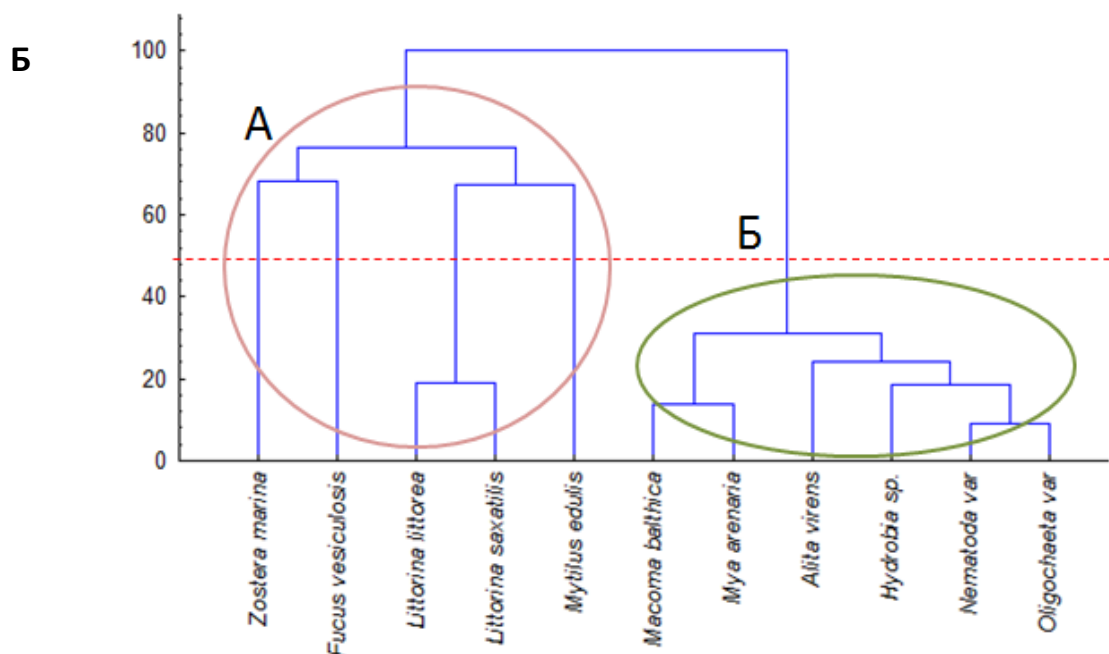


Рис. 22. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; B – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Яковлева, 2013 г.).

Всего на участке было обнаружено 11 видов. Встречаемость таксонов находится в пределах каждой отдельной пробы от 5 до 10. На данном участке не удалось выделить пробы с разной степенью плотности песчаных ракушек. На участке преобладают пробы с относительно средней встречаемостью *Mya arenaria* (11–24 экз./0,1м², 3–521 г/0,1м²), по одной пробе с низкой и высокой численностью (3 экз./0,1м², 98 г/0,1м² и 29 экз./0,1м², 618 г/0,1м²). Биомасса *Mya arenaria* варьирует в пробах от 3,39 до 617,53 г/0,1м² (в среднем

329,14 г/0,1м²), численность – от 3 до 29 экз./0,1м² (в среднем 15 экз./0,1м²). Наиболее представленными таксонами оказались также *Oligochaeta varia* и *Nematoda varia* (средние значения численности 829 и 1141 экз./0,1 м², соответственно).

Для оценки согласованности в распределении таксонов была предпринята процедура классификации описаний в пробах (см. рис. 22 Б).

В кластер А попало пять таксонов, в кластер Б – 6. Как и на рисунке 21, в одном кластере с *Mya arenaria* многощетинковый червь *Alitta virens*. Таксоны, которые на участке в б. Сельдяная были в одном кластере с мией, теперь находятся в другом кластере, а к *Mya arenaria* примкнули таксоны: *Macoma balthica*, *Hydrobia sp.*, *Nematoda var.*, *Oligochaeta var.*

III.2.1.3 Бухта Лебяжья

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Лебяжья представлены на рисунке 23А.

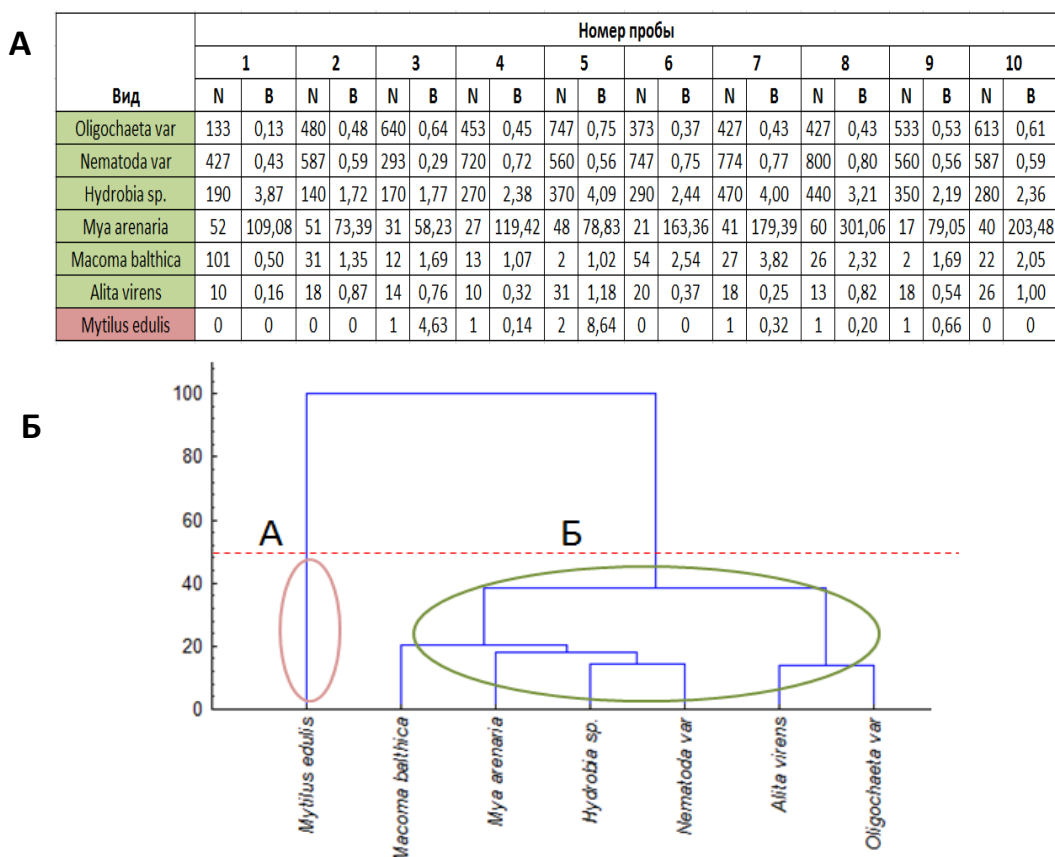


Рис. 23. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; В – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Лебяжья, 2013 г.).

На участке обнаружено 7 видов. В каждой отдельной пробе находится от 6 до 7 таксонов, причем все представители, кроме *Mytilus edulis*, встречаются в каждой пробе. На данном участке также не получилось получить пробы с разной плотностью песчаных ракушек. Большинство проб с высокой численностью – от 27 до 60 экз./0,1 м² и от 58 до 301 г/0,1м². Только две пробы со средней численностью (17 и 21 экз./0,1 м² и 79 и 163 г/0,1м²). Таким образом, на участке биомасса *Mya arenaria* варьирует в пробах от 58,23 до 301,06 г/0,1м² (в среднем 136,53 г/0,1м²); численность – от 17 до 60 экз./0,1м² (в среднем 39 экз./0,1м²). Как и на двух предыдущих участках, наиболее представленными таксонами оказались *Oligochaeta varia* и *Nematoda varia* (средние значения численности 482 и 605 экз./0,1 м², соответственно).

Для оценки согласованности в распределении таксонов была предпринята процедура классификации описаний в пробах (см. рис. 23Б).

В кластер А вошел только один вид – *Mytilus edulis*. Остальные 6 таксонов (*Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Hydrobia sp.*, *Nematoda var.*, *Alitta virens*, *Oligochaeta var.*) попали в кластер Б. Заметна устойчивая тенденция к взаимному расположению *Mya arenaria* и *Alitta virens*. Кроме того, как и на рисунке 22, было снова отмечено попадание в один кластер с мией *Macoma balthica*, *Hydrobia sp.*, *Nematoda var.*, *Oligochaeta var.*

III.2.2 Съёмка 2014 г.

Эксперимент, проведенный в 2013 г. на участках в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья был повторен в 2014 г. на тех же самых участках песчано-илистой литорали в местах скопления *Mya arenaria*, чтобы проверить, будет ли обнаружена та же согласованность в распределении, какая была отмечена в результате анализа данных 2013 г. Результаты анализа данных 2014 г. представлены ниже.

III.2.2.1 Бухта Сельдяная

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Сельдяная представлены на рис. 24 А.

Таксон	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В	N	В
А <i>Alitta virens</i>	2	0,14	2	0,28	10	0,44	0	0	6	0,6	7	0,87	5	0,4	1	0,12	1	0,12	0	0
<i>Chironomidae var.</i>	8	0,02	2	0	2	0,04	8	0,02	11	0	2	0,01	14	0	12	0,04	8	0,26	0	0
<i>Hydrobia sp.</i>	990	11,6	920	3,22	1530	0,69	550	0,69	810	0,7	600	1,95	830	3,6	1170	4,47	280	1,43	0	0
<i>Littorina littorea</i>	2	0,11	4	0,14	2	0,72	0	0	2	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	1	0,36	9	2,02	9	2,71	4	1,06	2	1,2	9	0,33	1	0	2	0,15	9	3,88	0	0
<i>Mya arenaria</i>	6	2,9	24	312	30	777	35	157	16	200	22	290	23	21	21	0,52	25	578	0	0
<i>Mytilus edulis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nematoda</i>	360	0,36	300	0,3	480	0,48	780	0,78	780	0,8	550	0,55	470	0,5	290	0,29	280	0,28	0	0
<i>Oligochaeta var.</i>	100	0,11	80	0,59	690	0,17	180	0,17	680	0,2	490	1,14	440	0,6	180	0,23	150	0,28	0	0

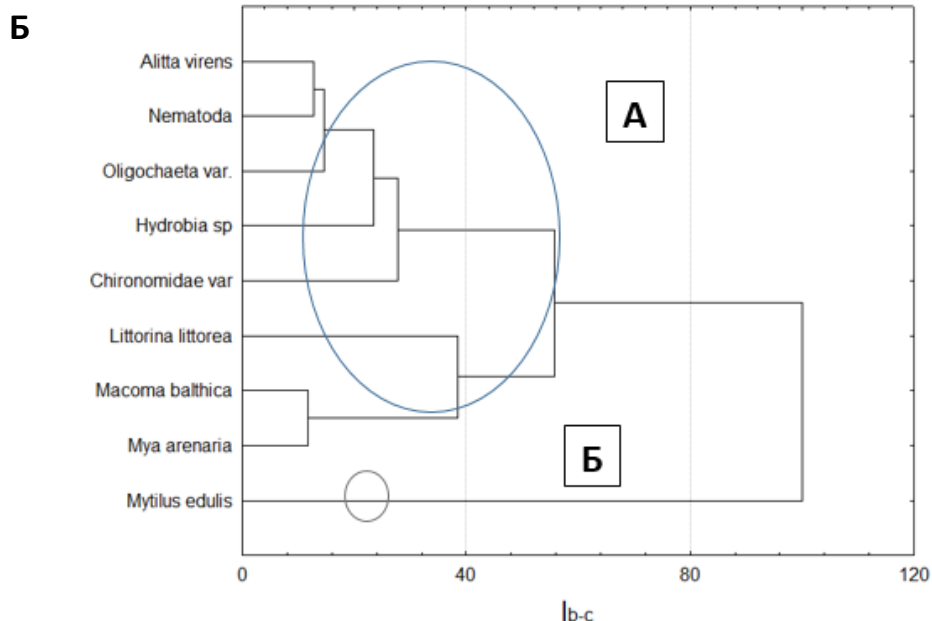


Рис. 24. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; В – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Сельдяная, 2014 г.).

На участке обнаружено 9 видов. В каждой отдельной пробе находится от 0 до 9 таксонов, причем все представители, кроме *Mytilus edulis*, встречаются практически в каждой пробе. Размах численности таксонов составляет от 0 до 1600 экз./0,1 м². Размах биомассы от 0 до 900 г/0,1м². Наиболее представленными таксонами оказались *Hydrobia sp.* и *Nematoda varia* (средние значения численности 768 и 429 экз./0,1 м², соответственно).

Для оценки согласованности в распределении таксонов была предпринята процедура классификации описаний в пробах (см.рис.24).

Всего на участке было обнаружено 9 таксонов. В кластере Б *Mytilus edulis*, в кластере А моллюски *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Littorina littorea*, *Hydrobia sp.*, хирономиды *Chironomidae var.*, черви *Alitta virens*, *Nematoda var.*, *Oligochaeta var.* В одном кластере с мией, как и в 2013 г, оказались *Alitta virens*, *Macoma balthica*, *Hydrobia sp.*, *Chironomidae var.* *Nematoda var.*, *Oligochaeta var.* *Littorina littorea* в 2013 г также попала в один кластер с *Mya arenaria* на участке в б.Сельдяная.

III.2.2.2 Бухта Яковлева

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Яковлева представлены на рисунке 25 А.

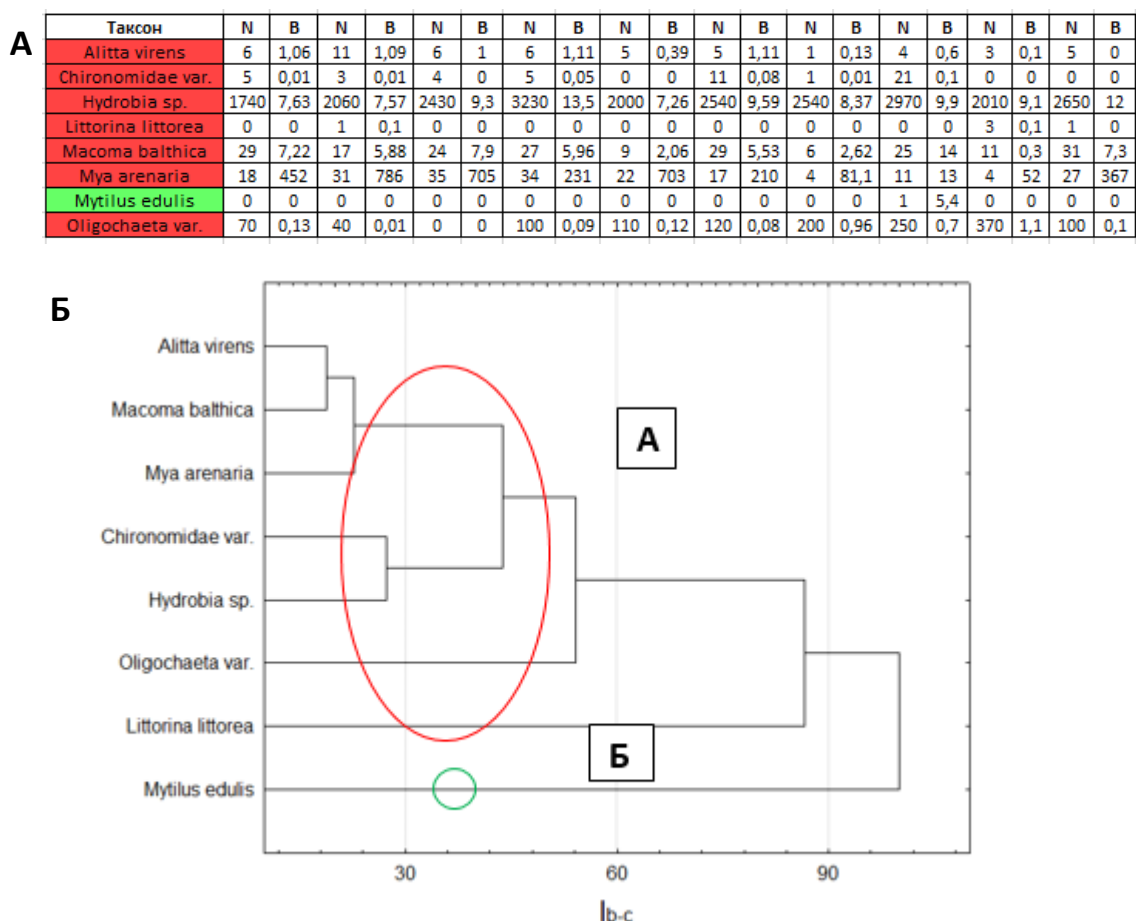


Рис. 25. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; В – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Яковлева, 2014 г.).

На участке обнаружено 8 видов. В каждой отдельной пробе находится от 4 до 8 таксонов. Размах численности таксонов составляет от 0 до 2700 экз./0,1 м². Размах биомассы от 0 до 790 г/0,1м². Наиболее представленными таксонами оказались *Hydrobia* sp. и *Oligochaeta varia* (средние значения численности 2417 и 136 экз./0,1 м², соответственно).

Для оценки согласованности в распределении таксонов была предпринята процедура классификации описаний в пробах (см.рис.25).

На участке в б. Яковлева было выделено 8 таксонов (те же, что и на рисунке выше, за исключением *Nematoda*). В кластере Б оказался таксон *Mytilus edulis*, в кластере А – *Mya arenaria* и другие таксоны, как на рисунке 24. Повторно отмечено тяготение моллюсков, олигохет, хирономид и *Alitta virens* к *Mya arenaria*.

III.2.2.3 Бухта Лебяжья

Данные по численности и биомассе таксонов на участке в б. Лебяжья представлены на рисунке 26.

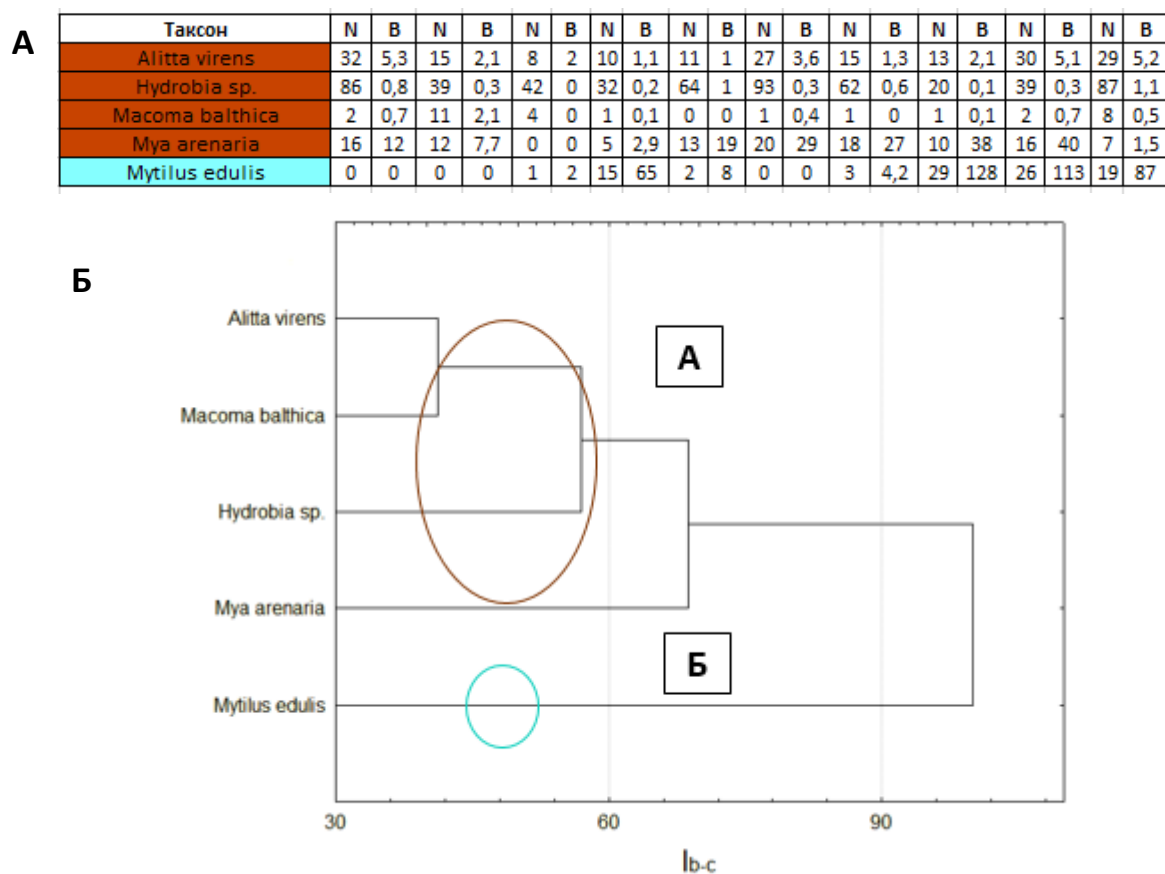


Рис. 26. А – Численность и биомасса таксонов в пробах (N – численность, экз./0,1м²; В – биомасса особей, г/0,1 м²), цвета – разделение на кластеры, как на рисунке Б; Б – Сходство встречаемости таксонов в пробах по биомассе (стандартизированные значения). Кластеризация проведена методом Варда. По оси ординат – расстояние Брея-Куртиса (в долях от максимального значения), по оси абсцисс – список таксонов (б. Лебяжья, 2014 г.).

На участке обнаружено 5 видов. В каждой отдельной пробе находится от 2 до 5 таксонов. Размах численности таксонов составляет от 0 до 93 экз./0,1 м². Размах биомассы от 0 до 130 г/0,1м². Наиболее представленными таксонами оказались *Hydrobia sp.* и *Alitta virens* (средние значения численности 56 и 19 экз./0,1 м², соответственно).

Для оценки согласованности в распределении таксонов была предпринята процедура классификации описаний в пробах (см.рис.26).

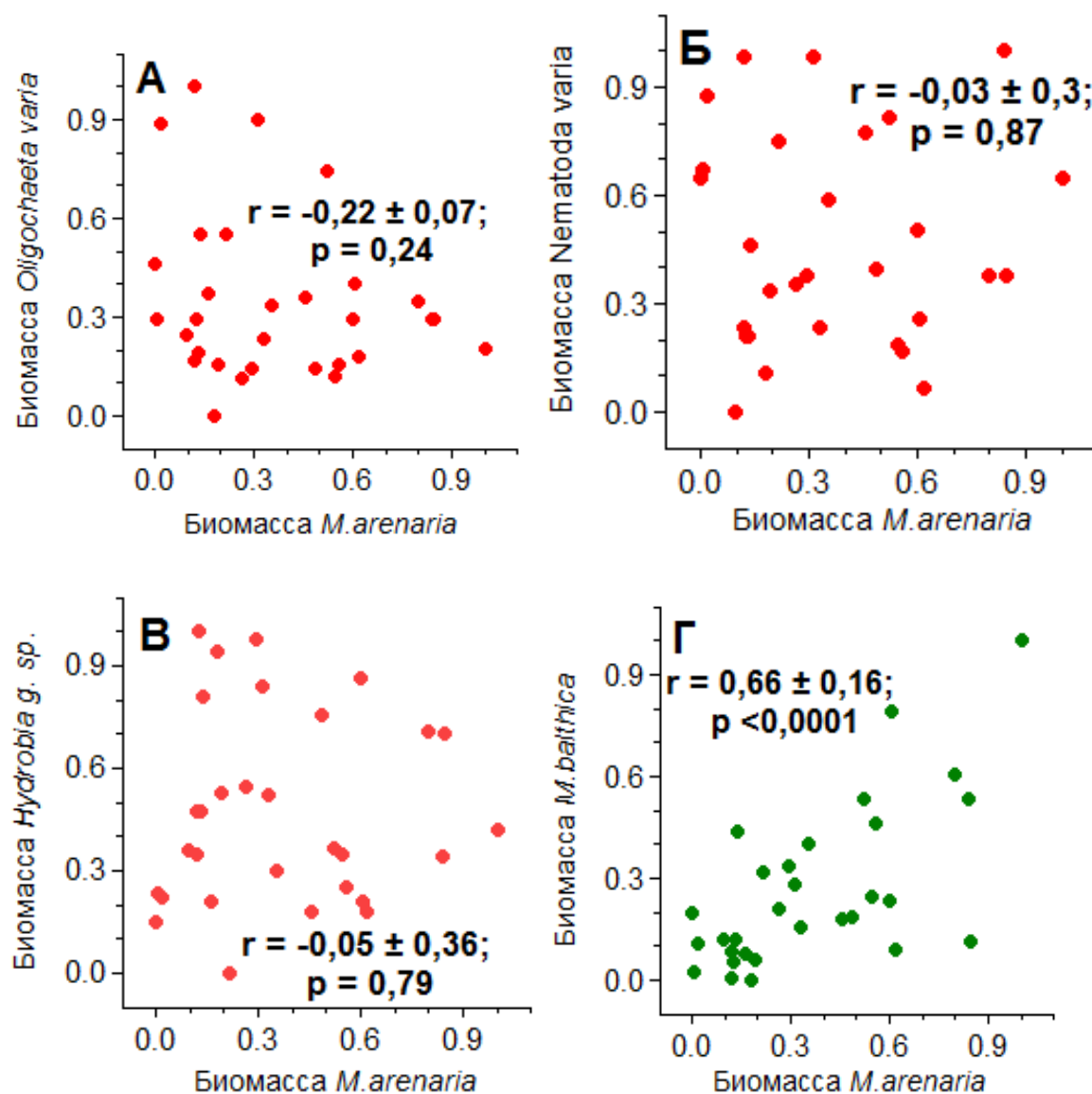
На данном участке выделено всего 5 видов: *Alitta virens*, *Hydrobia sp.*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*. В кластере Б *Mytilus edulis*, в кластере А *Mya arenaria* и *Macoma balthica*, *Hydrobia sp.* *Alitta virens*. Стоит отметить, что таксон *Alitta virens* на всех участках в 2013 и 2014 г. попал в один кластер с *Mya arenaria*.

Таким образом, можно отметить на 3 участках между собой и между ними в разных годах сходство по распределению таксономического состава. Заметны целые связки и группы таксонов, а также отдельные виды, которые демонстрируют постоянство связей с одними видами и избегание других. Для оценки возможных эффектов сопряженности перейдем к процедуре корреляционного анализа.

III.2.3. Сопряженность в распределении таксонов макробентоса в присутствии *Mya arenaria*.

III.2.3.1. Корреляционный анализ для данных 2013 г.

Данные по корреляционному анализу на участках в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья в 2013 г. представлены на рис. 27.



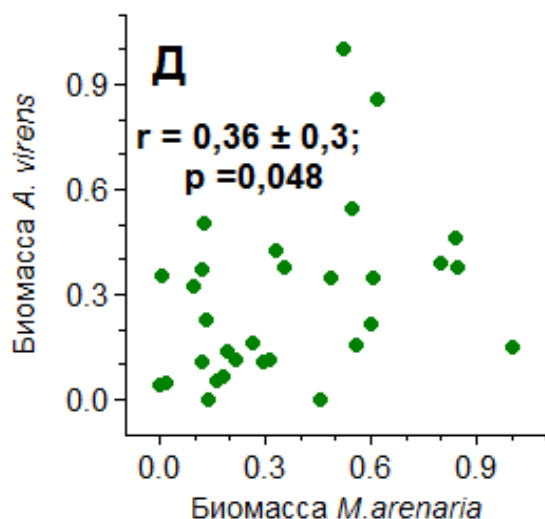


Рис. 27. Характер корреляционной связи между биомассой массовых таксонов и биомассой *Mya arenaria*. А-Д – 30 проб с участков в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья; r – значение коэффициента парной корреляции Пирсона, p – вероятность, красные точки отмечают случаи необнаружения связи, зеленые точки отмечают варианты анализа с достоверной оценкой связи. По оси абсцисс – нормированные значения биомассы *M.arenaria*, по оси ординат - нормированные значения биомассы организмов макробентоса: А – *Oligochaeta* var.; Б – *Nematoda* var.; В - *Hydrobia* g. sp.; Г - *M.balthica*, Д - *A.virens* (2013 г.)

Комплекс массовых форм макробентоса оказался общим для всех участков (*M.balthica*, *Hydrobia* sp., *A.virens*, *Nematoda* varia, *Oligochaeta* varia), поэтому корреляционный анализ проводился для всех 30 проб со всех участков в 2013 г.

Связь отсутствует между *Mya arenaria* и *Oligochaeta* varia, *Hydrobia* sp., *Nematoda* varia. Заметно слабое союзное распределение между *Mya arenaria* и *Alitta virens*. Наблюдается сильная связь между *Macoma balthica* и *Mya Arenaria*.

III.2.3.2. Корреляционный анализ для данных 2014 г.

Данные по корреляционному анализу на участках в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья в 2014 г. представлены на рис. 28.

Для всех трех участков общими в одном кластере с *Mya arenaria* оказались таксоны *Macoma balthica*, *Hydrobia* sp., *Alitta virens*.

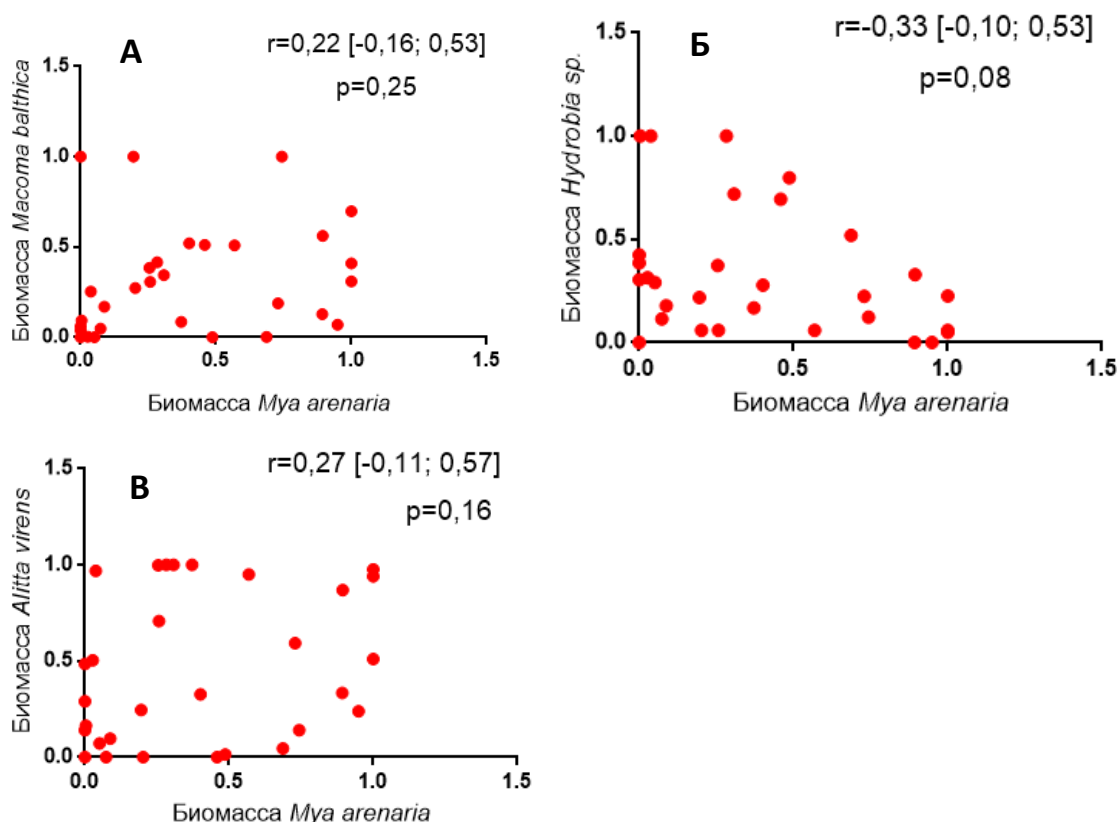


Рис. 28. Характер корреляционной связи между биомассой массовых таксонов и биомассой *Mya arenaria* – 30 проб с участков в б. Сельдяная, б. Яковлева и б. Лебяжья; r – значение коэффициента парной корреляции Пирсона, p – вероятность, красные точки отмечают случаи необнаружения связи, зеленые точки отмечают варианты анализа с достоверной оценкой связи. По оси абсцисс – нормированные значения биомассы *M.arenaria*, по оси ординат – нормированные значения биомассы организмов макробентоса: А – *M.balthica*.; Б – *Hydrobia sp.*; В – *A.virens* (2014 г.).

В 2014 году на участках в б. Сельдяная, Яковлева и Лебяжья было отмечено меньшее число таксонов, а также меньше возможных корреляционных связей. Связь между *Mya arenaria* и указанными выше таксонами отсутствует.

III.3. Эффекты сопряженности организмов макробентоса илисто-песчаной литорали губы Чупа.

Выше было рассмотрены и проанализированы данные по 2 системам пробоотбора (регулярный и экспериментальный) с 5 участков (б.Ключиха, б. Сухая Салма, б. Сельдяная, б.Яковлева, б.Лебяжья) в 2013, 2014 и 2017 г.

Идея состояла в том, чтобы выявить возможные биотические эффекты согласованности в локальном распределении организмов макробентоса мягких грунтов осушной зоны.

В 2013 году на участке в б. Ключиха была отмечена сильная связь между взморником морским *Zostera marina* и представителем макробентоса *Macoma balthica*.

Было отмечено тяготение к взморнику и таксона *Chironomidae* var. *C. Arenicola marina* у взморника наблюдалась значительная разобщенность.

В 2013 году на участках в бухтах Сельдяная, Яковлева и Лебяжья была отмечена наибольшая встречаемость в местах скопления *Mya arenaria* моллюсков *Macoma balthica* и многощетинковых червей *Alitta virens*. На участке в б. Сельдяная в 2013 г. было замечено тяготение к *Mya arenaria* таксона *Alitta virens*, избегание таксонами *Oligochaeta* var и *Nematoda* var, недостоверность в связи с *Macoma balthica*.

В 2017 году при исследовании участков в б. Ключиха и пр. Сухая Салма на микроуровне не было отмечено взаимосвязей между доминирующими на участках видами.

В 2014 году на участках в бухтах Сельдяная, Яковлева и Лебяжья встречаемость в местах скопления *Mya arenaria* моллюсков *Macoma balthica* и многощетинковых червей *Alitta virens* подтверждена не была.

Глава IV. Обсуждение

Гетерогенность в распределении бентоса литорали была отмечена в различных исследованиях (Reise, 1983; Ardisson et al., 1990; Бурковский и др., 1997). Среди факторов, которые влияют на неоднородность распределения могут быть как абиотические (градиенты факторов среды), так и биотические (межвидовые взаимодействия, эпизоотии). В данном исследовании были также отмечены эффекты неоднородности на литорали, а также оценены возможные эффекты сопряженности.

Было изучено несколько биотопов: б. Ключиха, пр. Сухая Салма, б. Сельдяная, б. Яковлева, б. Лебяжья. В составе сообществ обнаружено на разных участках от 5 до 20 видов. По биомассе среди организмов бентоса преобладают взморник морской *Zostera marina*, *Arenicola marina* и *Macoma balthica* (участок в б. Ключиха, 2013 г.), *Macoma balthica* и многощетинковые черви *Scolopos armiger* (участок в б. Ключиха, 2017 г.), *Macoma balthica*, *Hydrobia sp.*, *Oligochaeta* (участок в пр. Сухая Салма, 2017 г.), *Mya arenaria* (участки в бухтах Сельдяная, Яковлева и лебяжья, 2013-2014 гг.).

Основные результаты данного исследования можно свести к следующим положениям:

1. В 2013 году на участке в б. Ключиха была отмечена сильная связь между взморником морским *Zostera marina* и представителем макрозообентоса *Macoma balthica*. Было отмечено тяготение к взморнику и представителей таксона *Chironomidae var. C* *Arenicola marina* у взморника наблюдалась значительная разобщенность.
2. В 2017 году при исследовании участков в б. Ключиха и пр. Сухая Салма в микромасштабе не было отмечено взаимосвязей между массовыми на участках таксонами.
3. В 2013 году на участках в бухтах Сельдяная, Яковлева и Лебяжья была отмечена наибольшая встречаемость в местах скопления *Mya arenaria* моллюсков *Macoma balthica* и многощетинковых червей *Alitta virens*.
4. В 2014 году на участках в бухтах Сельдяная, Яковлева и Лебяжья встречаемость в местах скопления *Mya arenaria* моллюсков *Macoma balthica* и многощетинковых червей *Alitta virens* подтверждена не была.

Действительно, есть много наблюдений, фиксирующих негативные и положительные отношения между организмами макробентоса.

Заросли *Zostera marina* выступают местом скопления большого количества детрита, в связи с чем привлекают к себе макробентос (A. Stoner, 1980). Данное

обстоятельство касается, возможно, и собирающего детритофага *Macoma balthica*. Интересно, что ранее было отмечено практически полное отсутствие взрослых маком в плотных зарослях *Zostera marina* (Максимович и др., 1991). Возможно, что все дело в степени разреженности изученных в рамках данной работы зарослей взморника морского и (или) прибойном характере гидродинамики в б. Ключиха. Можно предположить, что благодаря интенсивной гидродинамике над корневищами *Zostera marina* намывается достаточный для обитания маком слой песка. С другой стороны, на примере мелководных биотопов Балтийского моря, было показано, что общая биомасса и численность зообентоса, а также и число таксонов, значительно возрастают в плотных зарослях *Zostera marina* (Bodstrom et al., 2002; Isaksson, Pihl, 1992).

Избегание многощетинковым червем *Arenicola marina* зарослей *Zostera marina* на участке в б. Ключиха в 2013 г. можно рассматривать со стороны наличия механической помехи (корневища взморника) для расселения этих крупных червей. Кроме того, согласно некоторым наблюдениям плотные заросли морской травы могут создавать тень на поверхности грунта, тем самым снижая рост микроводорослей, и таким образом уменьшая доступность пищи для пескожилов, питающихся микрофитобентосом (C. Philippart, 1994, A. Stoner, 1980).

Таким образом, в распределении организмов макробентоса на участках илисто-песчаной литорали в устье губы Чупа нам не удалось обнаружить устойчивых эффектов сопряженности в распределении массовых организмов макрозообентоса. Отсутствие выраженных синэкологических связей между постоянными массовыми таксонами свидетельствует в пользу представлений об ординационной модели распределения литоральной фауны Белого моря и, строго говоря, в описании её организации некорректно использовать термин биоценоз.

Выводы

На основе проведенных исследований можно выделить следующие черты в организации сообществ бентоса в типичных для Кандалакшского залива биотопах пляжей осушной зоны:

1. В распределении массовых организмов макрозообентоса на илисто-песчаной литорали губы Чупа могут наблюдаться эфемерные эффекты сопряженности, но это не следствие их биотической взаимообусловленности.
2. Медиатором неоднородности в распределении организмов макрозообентоса на илисто-песчаной литорали губы Чупа является присутствие средообразующего вида *Zostera marina*.
3. Обычная на илисто-песчаной литорали губы Чупа доминанта *Mya arenaria* не обладает свойствами вида эдификатора.

Литература

1. Абрамова Г.Г, Н.Ю. Соколова. К изучению литорали Белого моря // Вестн. МГУ. 1948. № 2. С. 1 - 6.
2. Артемьева А.В. Распределение молоди *Macoma balthica* в поселениях *Mya arenaria* различной плотности на литорали Белого моря // Матер. 2 Науч. конф. Беломор. биол. ст. МГУ, Москва, 10-11 авг., 1997. М.. 1997, с. 6-7.
3. Бабков А.И. О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. - Л., 1985. -Т. 31(39). -С. 84-88.
4. Бабков А.И., Голиков А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. / Изд. Зоол. Ин-та РАН. – Л., 1984. – С. 104-105.
5. Бабков А.И. Гидрология Белого моря. ЗИН РАН, СПб, 1998, с. 3 - 66.
6. Бергер В.Я. Белое море. Экология и среда обитания (на англ. яз.). СПб, 2001. С. 46 – 52.
7. Бурковский И.В. Структурно- функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. - М.: Изд-во МГУ. - 1992. - 208 с.
8. Бурковский И.В., Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: КМК. 285 с. 2006.
9. Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю., Пространственная гетерогенность структуры макробентоса песчано-илистой литорали Белого моря // Успехи совр. биол. Т. 117. Вып.4. С. 446 - 479. 1997.
10. Герасимова А.В., Максимович Н. В. Анализ долговременных изменений структурных характеристик в поселениях двустворчатых моллюсков (Белое море) // Вестн. Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. 2000. Вып.2 (N 11). С. 24 - 27.
11. Герасимова А.В., Максимович Н. В. О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник С-Петербургского ун-та. Сер. 3. 2009. Вып. 3. С. 3 --- 10.
12. Герасимова А.В., Максимович Н. В., Филиппова Н.А. К практике анализа неоднородности сообществ макробентоса мягких грунтов литорали (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестник С-Петербургского ун-та. Сер. 3. 2015. Вып.2. С. 61 --- 77.
13. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. - «Наука», 1985. С. 5- 80.

14. Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. - М.: Советская наука, 1951. - 506 с.
15. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. /Зенкевич Л.А. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 740 с.
16. Калякина Н.М. Типизация поселений пескожила *Arenicola marina* L. на беломорской литорали // Экология морских организмов: Материалы конференции молодых ученых, МГУ. - М. 1971. - С. 38-40.
17. Колобов М.Ю. Популяционные стратегии и пространственно-временная организация макробентоса литорали и сублиторали Белого моря :На примере губы Грязная, Кандалакшский залив. 2002. Автореф. канд. дисс. 24 с.
18. Константинов А.С. Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.: ил.
19. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Москва-Ленинград: Издательство Академии наук СССР, 1960. 323 с.
20. Лейбсон Р. Г. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива.— Труды Всесоюзн. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хозяйства и океаногр, т. IV, 1939
21. Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря // Исследование мидии Белого моря. Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 59 - 69.
22. Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Вертикальная зональность Белого моря // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования (часть 1). Исследование фауны морей. СПб., 1995. Вып. 42 (50). С. 189 – 193.
23. Максимович Н.В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *M.arenaria* L. (*Bivalvia*) в губе Чупа // Вестн. Лен. Универс. 1978. № 21. С. 28 - 36.
24. Максимович Н.В. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе Чупа // Сб. "Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика". Иссл. фауны морей 31 (39). Л., 1985. С. 230 - 243.
25. Максимович Н.В., Герасимова А.В., Кунина Т.А. Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1991. N 2. С. 23 - 31.
26. Максимович Н.В., Герасимова А.В.. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (*Mollusca*, *Bivalvia*) в губе Чупа (Белое море) // Сб. "Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии". Под редакцией

- А.И.Раилкина. Спб.: Изд - во С.-Петерб. ун - та (Труды Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 51). 2004. С. 95 - 120.
27. Максимович Н.В., Герасимова А.В. Распределение и ресурсы двустворчатых моллюсков в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). Сборник научн. трудов ГосНИОРХ. - Вып. 337. - С.-Пб.-М.: КМК, 2007. С. 570 - 579.
28. Максимович Н.В., Мартынова М.В., Стогов И.А. Ассоциация *Zostera marina* L. в акваториях Кереткого архипелага (Белое море) // Вестник СПбГУ. 2002. Сер. 3. Вып. 4 (27). С. 69 -- 79.
29. Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материалов. - Ленинград, 1986. - 96 с.
30. Максимович Н.В., Иванов М.В., Букина М.В. Современное состояние и перспективы промысла морской травы *Zostera marina* L. в прибрежных акваториях карельского берега Белого моря // Мат. межд. конференции " Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря", Петрозаводск 14-17 октября 2004 г.. Петрозаводск, 2005. С. 208 – 210.
31. Наумов А. Д., Луканин В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо – западной части Онежского залива Белого моря. – В кн.: Повышение продуктивности и рационального использования биологических ресурсов Белого моря. - Л., « Наука», 1982. - С. 65 –66.
32. Наумов А.Д., Федяков В.В. Вечно живое Белое море. - Издательство СПб городского дворца творчества юных, 1993. 336 с.
33. Наумов А.Д. Биогеографическая зональность бентали Белого моря // Сборник научн. трудов ГосНИОРХ. - Вып. 337. - С.-Пб.-М.: КМК, 2007. С. 580 - 589.
34. Рябчук Д.В., Жамойда В.А. Научное обеспечение сбалансированного планирования хозяйственной деятельности на уникальных морских береговых ландшафтах; т. 3, Белое море, 2013.
35. Свешников В. А. Биоценотические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып 4; Тр. ББС МГУ. Т. 2. Воронежское кн. изд-во, 1963. С. 114 – 134.
36. Скарлато О. А. Распределение экосистем и трофодинамика в разных ландшафтных участках Бнлого моря. // 5 Съезд Всесоюзного гидробиологического общества. Тез. Докл.,ч.1. - Куйбышев, 1988.

37. Смолькова О.В. Биология двустворчатого моллюска *Mya arenaria* в экосистемах литорали Белого моря. 2012, автореф.канд дисс.
38. Степановских А.С. Экология. Учебник для вузов. — М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. - 703 с.
39. Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. VII, 1953.
40. Турпаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. Труды Ин-та океанологии АН СССР. Т. XI, 1954.
41. Филиппова Н.А. Сообщества макробентоса мягких грунтов как характерный элемент биоты осушной зоны Белого моря и как объект полевых исследований // СПбГУ, магистерская диссертация. 2011. 62 с.
42. Цетлин А. Б., Жадан А. Э., Марфенин Н. Н. Флора и фауна Белого моря. Иллюстрированный атлас. — Товарищество научных изданий КМК Москва, 2010. — 471 с.
43. Чертопруд М.В., Азовский А.И. Размещение макробентоса беломорской литорали в различных масштабах пространства// Журн.общ.биол., 2000. Т.61, № 1. С. 47-63.
44. Щербакова И. Б. Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* в экосистемах литорали Белого моря. 2006, автореф. канд. дисс. 22 с.
45. Ardisson P.-L., Bourgei E., Legendre P. Multivariate approach to study species assemblages at large spatiotemporal scales: the community structure of the epibenthic fauna of the Estuary and Gulf of St. Lawrence // Canadian Journ. of fisheries and aquatic sciences. 1990.- V. 47, №7.- P. 1364-1377.
46. Azovsky A.I. The effect of the scale on congener coexistence: can molluses and polychaetes reconcile beetles to ciliates? // Oikos. 1996.- V. 77, №1.- P. 117-126.
47. C. Boström E. Bonsdorff P. Kangas A. Norkko. Long-term Changes of a Brackish-water Eelgrass (*Zostera marina* L.) Community Indicate Effects of Coastal Eutrophication // 2002, Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 55. N 5. P: 795-804.
48. Checa A.G., Cadée G.C. Hydraulic burrowing in the bivalve *Mya arenaria* linnaeus (myoidea) and associated ligamental adaptations. Vol.63: 157-171.
49. Elliott, J. M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Sci. Publ. 25. Freshwater Biol. Ass., Ambleside, Westmorland, U.K. 1971. 144 p.
50. Flach E.C. The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-infauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish west coast // Journal of Sea Research 49 (2003) 59– 67.

51. Hayward P.J. Animals of sandy shores. Naturalist's handbooks, 21. Richmond Publishing Company. 1994. 104 p.
52. Isaksson I, Pihl L Structural changes in benthic macrovegetation and associated epibenthic faunal communities, 1992 // Netherlands Journal of Sea Research, 131-140
53. Obolewski, K. and Piesik, Z. *Mya arenaria* (L.) in the Polish Baltic Sea coast. Baltic Coastal Zone. 2005. №9: 13-27.
54. Palacious R., Armstrong D.A., Orensanz J. Fate and legacy of an invasion: extinct and extant populations of the soft-shell clam (*Mya arenaria*) in Grays Harbor (Washington) // Aquatic conservation. Vol.10: 279-303.
55. Philippart, Catharina J. M. Interactions between *Arenicola marina* and *Zostera noltii* on a tidal flat in the Wadden Sea//Marine ecology Progres Series. V. 111, p. 251-257, 1994
56. Powers S.P., Bishop M.A., Grabowski J.H., Peterson C.H. Distribution of the invasive bivalve *Mya arenaria* L. on intertidal flats of southcentral Alaska // Journal of Sea Research. Vol. 55: 207-216.
57. Rasmussen E. Systematics and ecology of the Ice-Fjord Marine Fauna (Denmark) // Ophelia. 1973. V. 11. 507 p.
58. Reise K. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*, 1983 // Marine ecology Vol. 12: 229-236.
59. Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E. and Swift, D.M. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. BioScience 1987. 37: 789-799.
60. Strasser M., Walensky M., Reise K.. Juvenile-adult distribution of the bivalve *Mya arenaria* on intertidal flats in the Wadden Sea: why are there so few year classes? // Helgol Mar Res. 1999. V. 53. P. 45–55.
61. Stoner Allan W. The role of seagrass biomass in organization of benthic macrofaunal assemblages // Bulletin of marine science // 1980.V. 30(3): 537-551.
62. Vaillant H. Nouvelles études sur les zones littorales // Ann. Sci. Natur. Sér. 7. 1891. T. 12. 39 p,
63. Ward J. H. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function // Journal of the American Statistical Association. 1963. Vol. 58. P. 236-244.

Приложения